Ю. Одум

ЭКОЛОГИЯ



ЭКОЛОГИЯ

BASIC ECOLOGY

Eugene P. Odum
Calloway Professor of Ecology
and Director of the Institute of Ecology
University of Georgia

Saunders College Publishing
Philadelphia New York Chicago
San Francisco Montreal Toronto
London Sydney Tokyo Mexico City
Rio de Janeiro Madrid

Ю. Одум

ЭКОЛОГИЯ 2

В двух томах

Перевод с английского
канд. биол. наук Б. Я. Виленкина

под редакцией
академика В. Е. Соколова



Москва «Мир» 1986

ББК 28.081
О44
УДК 577.4

Одум Ю.

О44 Экология: В 2-х т. Т. 2. Пер. с англ. — М.: Мир, 1986.— 376 с., ил.

Книга представляет собой переработанное и сокращенное автором издание ранее опубликованных «Основ экологии» (М.: Мир, 1975).

Второй том содержит главы, в которых рассмотрены вопросы динамики популяций; взаимоотношения между популяциями, сообществами и экосистемами; динамики экосистем и эволюционной экологии; а также вопросы, связанные с перспективами на будущее всего человечества. В конце книги дана краткая сводка основных типов экосистем биосферы.

Предназначена для биологов всех специальностей, студентов и преподавателей биологических вузов, а также для лиц, интересующихся проблемами использования природных ресурсов и охраны окружающей среды.

О $\frac{2001050000-301}{041(01)-86}$ 133—86, ч. 1 ББК 28.081

Редакция литературы по биологии

ГЛАВА 6

Динамика популяций

Предмет этой и последующих глав составляют более биологичные аспекты экологии. Речь пойдет о взаимодействии организмов с организмами при их функционировании в экосистеме. В гл. 2—5 обсуждались долгодействующие мощные физические и химические факторы, выступающие как главные внешние ведущие силы. Однако организмы не подстраиваются к этим силам путем пассивной адаптации, а активно модифицируют и изменяют окружающую среду, воздействуя на нее в пределах законов природы, которые определяют преобразование энергии и круговороты веществ. Иными словами, человечество не единственная популяция, которая изменяет окружающую среду и пытается взять ее под контроль. В соответствии со схемой уровней организации (рис. 1.1) в этой и следующей главах внимание будет сосредоточено на биотических уровнях популяций и сообществ. На этих уровнях взаимодействие между генетическими системами и окружающей средой определяет ход естественного отбора и тем самым не только то, как индивидуальный организм оптимизирует свое существование, но и то, как на протяжении эволюционных отрезков времени должны были меняться и менялись целостные экосистемы.

1. Свойства популяционной группы

Определения

Популяцию можно определить как любую группу организмов одного вида (или иную группу, внутри которой особи могут обмениваться генетической информацией), занимающую определенное

пространство и функционирующую как часть биотического сообщества. *Биотическое сообщество* в свою очередь определяется как совокупность популяций, которая в результате коэволюции метаболических превращений функционирует как целостная единица в отведенном ему пространстве физической среды обитания. Популяция характеризуется рядом признаков; хотя эти признаки лучше всего выражаются статистическими функциями, единственным их носителем является группа, но не особи в этой группе. Плотность, рождаемость, смертность, возрастная структура, биотический потенциал, распределение в пространстве (дисперсия) и кривая роста — вот некоторые из таких свойств популяции. Популяции обладают также генетическими характеристиками, непосредственно связанными с их экологией. Это адаптивность, репродуктивная (дарвиновская) приспособленность и непрерывность (т. е. вероятность оставления потомков на протяжении длительного периода времени).

Объяснения

Популяция, как это хорошо выразил один из пионеров современной популяционной экологии Томас Парк (см. Allee et al., 1949), обладает «биологическими свойствами», присущими как популяции, так и составляющим ее организмам, и «групповыми свойствами», присущими только группе в целом. Биологические свойства характеризуют жизненный цикл популяции: популяция, так же как и отдельный организм, растет, дифференцируется и поддерживает сама себя. Популяция имеет определенную организацию и структуру, которые можно описать. В отличие от этого групповые свойства, такие, как рождаемость, смертность, возрастная структура и генетическая приспособленность, могут характеризовать только популяцию в целом. Таким образом, особь рождается, стареет, умирает, но применительно к особи нельзя говорить о рождаемости, смертности, возрастной структуре — характеристиках, имеющих смысл только на групповом уровне.

Ниже даются определения и краткие описания основных свойств популяции.

Плотность. Плотность популяции — это величина популяции, отнесенная к некоторой единице пространства. Ее обычно измеряют и выражают числом особей или биомассой популяции на единицу площади или объема, например 500 деревьев на 1 га, 5 млн. диатомей на 1 м^3 воды или 200 кг рыбы на 1 га поверхности водоема. Иногда бывает важно различать *среднюю плотность*, т. е. численность (или биомассу) на единицу всего пространства, и *удельную*, или *экологическую*, *плотность*, т. е. численность (или биомассу) на единицу обитаемого пространства (доступной площади или объема, которые фактически могут быть заняты попу-

ляцией). Часто важнее знать не конкретную величину популяции в тот или иной момент времени, а ее динамику, т. е. возрастает она или уменьшается. В таких случаях полезны показатели *относительного обилия*. Они могут быть отнесены к определенным промежуткам времени, например число птиц, отмеченных в течение часа. Их можно выразить также в процентах, например, *частота встречаемости* — это процент проб, в которых обнаружен данный вид. В описательных работах по геоботанике плотность и частоту встречаемости часто объединяют, получая *показатель значимости* для каждого вида.

На рис. 6.1 и в табл. 6.1 показано соотношение между плот-

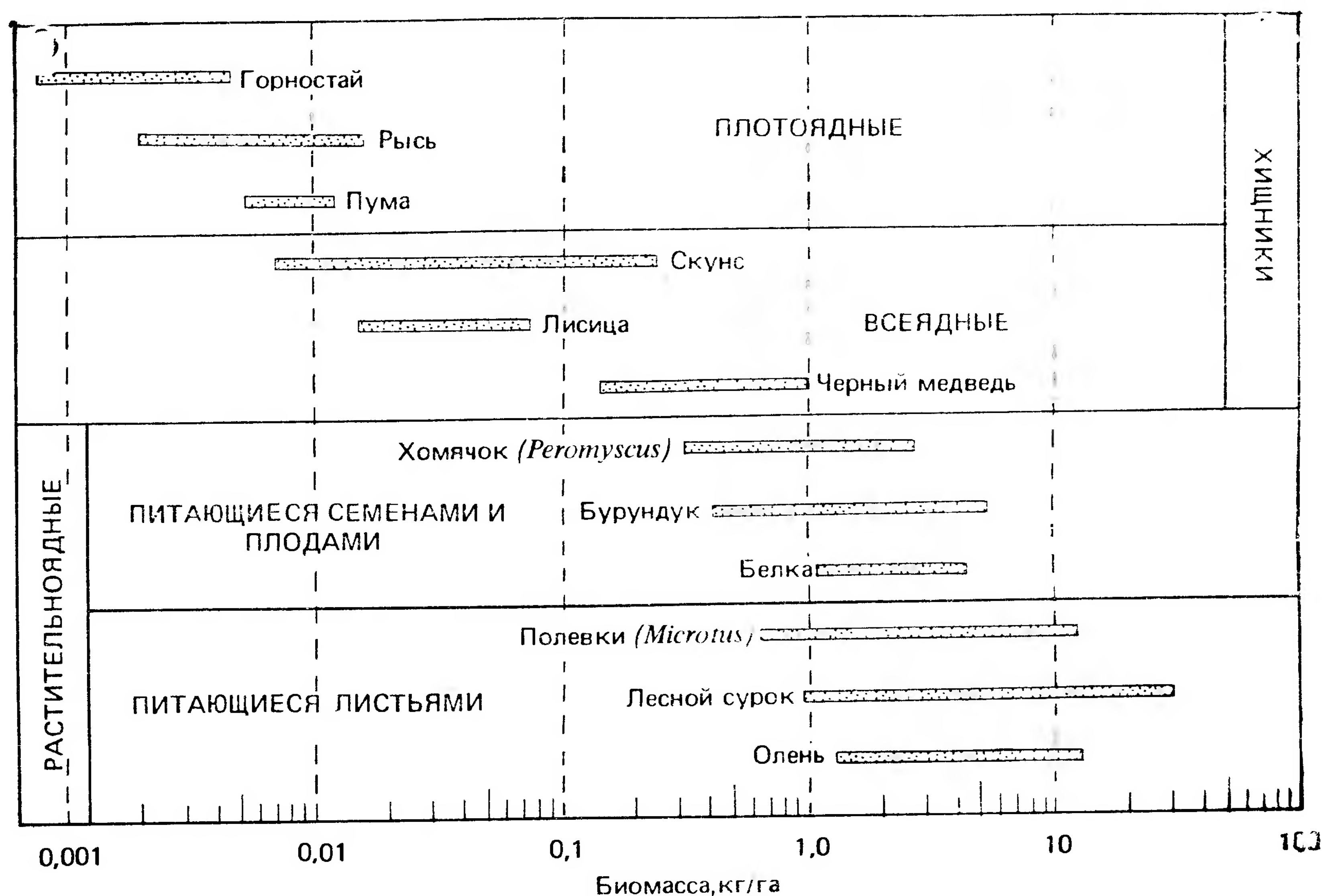


Рис. 6.1. Диапазон изменений плотностей популяций (выраженных в биомассе на гектар) у разных видов млекопитающих. Результаты получены в предпочитаемых данным видом местообитаниях, где антропогенное влияние выражено незначительно. Виды расположены в соответствии с их трофическим уровнем, а в пределах каждого уровня — в соответствии с размерами животного, что иллюстрирует влияние на ожидаемую биомассу размеров организма и его положения в пищевой цепи. (Схема составлена по данным Mohr, 1940, и дополнена результатами позднейших исследований.)

ностями популяций млекопитающих, их трофическими (энергетическими) уровнями и величиной особей. Хотя плотности популяций разных представителей млекопитающих как класса охватывают диапазон почти в пять порядков величины, диапазон колебаний плотности популяции для каждого вида или трофической группы намного меньше (рис. 6.1). Чем ниже трофический

уровень, тем выше плотность, а чем крупнее животные внутри данного уровня, тем больше их биомасса. Так как у крупных животных интенсивность метаболизма на единицу массы меньше, чем у мелких, на данной энергетической базе может поддерживаться бóльшая биомасса крупных животных.

Если размеры особей в популяции и интенсивности их метаболизма примерно одинаковы, то плотность удобно выражать числом особей, однако часто встречается ситуация, показанная в табл. 6.1, *Б*. Относительные достоинства таких показателей, как численность, биомасса и поток энергии, обсуждались в гл. 3 (см., в частности, табл. 3.6). Вспомним следующее утверждение из этой главы: «данные по численности приводят к переоценке значения мелких организмов, а данные по биомассе — к переоценке роли крупных организмов». Поток энергии «служит более подходящим показателем для сравнения любого компонента с другим и всех компонентов экосистемы между собой».

Многие специальные количественные показатели и термины широко применяются только при работе с определенными популяциями или группами популяций. Лесные экологи, например, часто пользуются термином «площадь оснований» (суммарная площадь поперечных срезов стволов) как мерой плотности деревьев. Лесники же определяют число бордсовых, или досковых, футов на 1 акр как меру полезной с коммерческой точки зрения части всего древостоя. Эти и другие меры могут служить оценками плотности, поскольку они в известной степени отражают размеры «урожая на корню» и, следовательно, соответствуют данному ранее определению плотности в широком смысле.

Мы уже указывали, что если необходимо знать характер изменения популяции или если в данных условиях нельзя определить абсолютную плотность, то часто бывают полезными оценки относительного обилия. Термины «обильный», «обычный», «редкий» и т. п. применимы в тех случаях, когда они соответствуют измерениям или оценкам, полученным таким способом, что сравнение имеет смысл.

Легко догадаться, что «индексы» относительного обилия широко используются для популяций крупных животных и наземных растений, когда необходимо проводить оценку численности на больших площадях без чрезмерных затрат времени и денег. Например, административные органы, на которые возложена обязанность ежегодно регулировать охоту на перелетную водоплавающую дичь, чтобы соблюсти интересы и охотников, и птиц, должны знать, в каких местах популяции стали меньше, больше или остались такими же, как в предыдущем году. Это можно сделать путем оценки относительного обилия, полученной в результате обследования угодий егерями, опроса и учета гнездовий. Данные суммируют и представляют как число птиц,

Таблица 6.1. Влияние трофического уровня на биомассу рыб (*А*) и взаимосвязь между численностью и биомассой в популяции с быстро меняющейся возрастной и размерной структурой (*Б*)

А. Смешанные популяции, биомасса на единицу площади

Рыба в искусственных прудах шт. Иллинойс. (Данные из Thompson, Bennett, 1939.) Расположение групп рыб приблизительно соответствует их положению в пищевой цепи; рыбы, питающиеся «грубыми» кормами, занимают нижний трофический уровень, объекты спортивной ловли — верхний

	Количество рыбы, кг на 1 га		
	пруд №1	пруд №2	пруд №3
Объекты спортивного и хозяйственного рыболовства (окунь, ушастый окунь и др.)	260	50	10
Сомики (сомик-кошка, канальный сомик)	0	45	70
Промысловые рыбы (нотрописы, сельдевые и др.)	0	265	3,5
Потребители грубых кормов (чукучаны, карпы и др.)	0	97	1300
Всего	260	457	1383,5

Б. Сравнение численностей и биомасс в случае, когда размеры организма сильно меняются с возрастом

Молодь нерки в одном из озер Британской Колумбии. Мальки вылупляются в реках и в апреле мигрируют в озеро, где остаются до полового созревания. Обратите внимание, что с мая по октябрь особи быстро увеличиваются в размерах, поэтому биомасса возрастает втрое, даже несмотря на значительное уменьшение численности рыб. С октября по апрель следующего года рост очень замедлен, и общая биомасса снижается из-за продолжающейся гибели рыб. (Данные из Ricker, Forester, 1948.)

	Май	Октябрь	Апрель
Число особей в озере, тыс.	4000	500	150
Биомасса, т	1,0	3,3	2,0

увиденных или убитых за единицу учетного усилия. Показатели, выраженные в процентах, широко используются при изучении растительности; общеупотребительны такие специальные показатели, как частота — процент пробных площадок, на которых встречается данный вид; обилие — процент особей в пробе; покрытие — процент поверхности почвы, оказавшейся закрытой при проекции на нее надземных частей растений. Следует быть осторожным и не путать эти индексы с истинной плотностью, которая всегда выражается по отношению к определенному пространству.

Различие между *средней плотностью и экологической плотностью* можно иллюстрировать данными Коля (Kahl, 1964) по лесному аисту в Национальном парке Эверглейдс (Флорида). На рис. 6.2 показано, что в этой местности плотность мелких рыб с

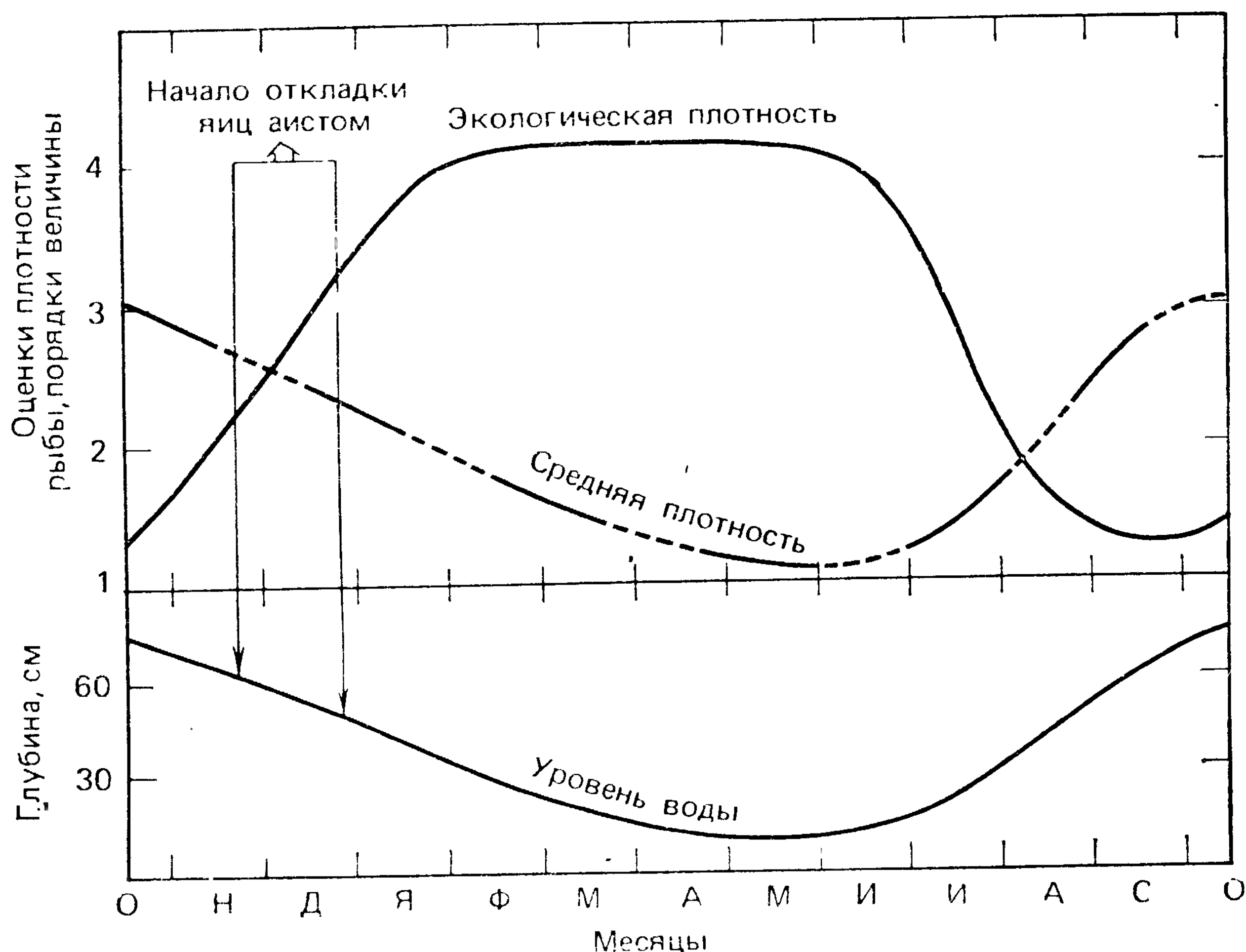


Рис. 6.2. Экологическая и средняя плотность рыб, служащих добычей аисту в период его размножения. По мере падения уровня воды в течение сухого сезона в водоемах на юге Флориды средняя плотность мелких рыб уменьшается (т. е. уменьшается число рыб на 1 км^2 поверхности), так как сокращаются размеры и число водоемов, но экологическая плотность (т. е. количество рыбы на 1 м^2 сохранившейся водной поверхности) возрастает, поскольку рыба скапливается в водоемах с меньшей площадью. Гнездование аиста приурочено к тому времени, когда максимальная доступность пищи совпадает с наибольшими пищевыми потребностями подрастающих птенцов. (По Kahl, 1964.)

падением уровня воды в течение сухого зимнего сезона в целом снижается, но экологическая плотность при этом возрастает, так как по мере сокращения зеркала воды увеличивается число рыб, приходящихся на единицу водной поверхности. Аисты откладывают яйца в такое время, что вылупление птенцов приходится на период пика экологической плотности рыб. Это облегчает родителям ловлю рыбы, которая составляет основную пищу птенцов. В мире лесного аиста в расчет принимается экологическая, а не средняя плотность пищевых объектов. В мире людей наблюдается во многом сходная картина: в расчет принимаются главным образом высококачественная энергия и пищевая продукция, сконцентрированные на 15 или 20 процентах земли, где возможен высокий урожай, но не рассеянные и трудно доступные для добывания ресурсы.

Для измерения плотности популяций испытано много разных методов, и сама по себе методология составляет важную область

исследований. Было бы нецелесообразно подробно рассматривать здесь эти методы; их лучше постигать, пользуясь методическими и полевыми руководствами, а еще лучше советоваться с опытным исследователем, который вначале изучил оригинальную литературу, а потом модифицировал и усовершенствовал существующие методы, приспособив их к конкретной ситуации. Ничто не может заменить опыт, приходящий при проведении полевых исследований.

Практикуемые методы можно подразделить на несколько обширных категорий:

1. Тотальный учет, возможный иногда для крупных, хорошо заметных организмов (например, бизоны на открытых равнинах) или для организмов, собирающихся на период размножения в большие группы (например, морские птицы и тюлени).

2. Метод пробных площадок. Этот метод состоит в подсчете и взвешивании организмов на пробных площадках или на трансектах. Размеры и число пробных площадок должны быть достаточными для получения оценки численности в обследуемой территории.

3. Методы мечения с повторным отловом (для подвижных животных). Из популяции отлавливают часть животных, метят их и выпускают. Доля меченых животных в последующей выборке используется для определения общей численности (см. Zippin, 1958).

4. Метод изъятия, при котором число организмов, собранных с некоторой площади при последовательных выборках, откладывается по оси ординат, а число из собранных ранее — по оси абсцисс. Если вероятность поимки относительно постоянна, то точки ложатся вдоль прямой линии. Эту линию можно продлить до нулевой точки (на оси абсцисс), теоретически соответствующей 100%-ному изъятию с данной площади (см. Menhinick, 1963).

5. Методы без взятия проб (применимые к неподвижным организмам, таким, как деревья). Примером может служить метод случайных точек, при котором измеряют расстояние от ряда произвольно выбранных точек до ближайших особей по всем четырем направлениям. Плотность на единицу площади оценивают по среднему расстоянию (см. Phillips, 1959).

Рождаемость. Рождаемость — это способность популяции к увеличению численности. Термин рождаемость используется также и при анализе популяций человека (в демографии) [1]. Факти-

[1] В оригинале сказано, что для обозначения рождаемости экологи и демографы используют разные термины (соответственно «natality» и «birth rate»). В русской литературе в обоих случаях используется один термин. — *Прим. перев.*

чески в популяционной экологии это просто более широкий термин; он характеризует появление на свет новых особей любого организма независимо от того, рождаются ли они, вылупляются из яиц, прорастают из семян или появляются в результате деления. *Максимальная рождаемость* (иногда ее называют абсолютной или физиологической) — это теоретический максимум скорости образования новых особей в идеальных условиях (когда отсутствуют лимитирующие экологические факторы, размножение сдерживается только физиологическими). Максимальная рождаемость постоянна для данной популяции. *Экологическая*, или *реализованная*, *рождаемость* (или просто «рождаемость» без какого-либо определения) обозначает увеличение численности популяции при фактических или специфических условиях среды. Эта величина не постоянна и варьирует в зависимости от размерного и возрастного состава популяции и физических условий среды. Обычно рождаемость выражают либо как скорость, определяемую путем деления общего числа вновь появившихся особей на время (абсолютная или общая рождаемость), либо как число вновь появившихся особей в единицу времени на 1 особь в популяции (удельная рождаемость).

Различие между абсолютной и удельной рождаемостью легко проиллюстрировать на таком примере: предположим, что популяция из 50 простейших в некотором объеме воды увеличивается путем деления. Через час численность ее возросла до 150 особей. Абсолютная рождаемость при этом равна 100 особям в час, а удельная рождаемость (средняя скорость изменения численности на особь в популяции) составляет 2 особи в час при 50 исходных. Или же предположим, что в городе с населением 10 000 появилось 400 новорожденных. Абсолютная рождаемость составит 400 в год, а удельная — 0,04 (4 на 100, или 4%). В демографии рождаемость принято рассчитывать на одну женщину репродуктивного возраста, а не на все население.

Различие между максимальной и реализованной рождаемостью можно проиллюстрировать данными, полученными Ласки (Laskey, 1939) при изучении природной популяции певчей птицы *Sialis sialis* на искусственных гнездовьях городского парка в Нашвилле, Теннесси, и данными, полученными Парком (Park, 1934) на лабораторной популяции мучного хрущака. Птицы отложили 510 яиц (около 15 яиц на самку в трех последовательных кладках); это число соответствует максимальной рождаемости. Оперилось всего только 265 птенцов, поэтому экологическая или реализованная рождаемость составляет 52% максимальной (около 8 птенцов на самку или 4 на гнездящуюся пару). В опытах на мучном хрущаке были получены иные данные; так, в одном из контейнеров жуками было отложено 12 000 яиц (см. Park, Ginsburg, Horwitz, 1945), из которых вылупились только 773 (или

6%) личинки. В общем для видов, которые не охраняют яйца и не заботятся о потомстве, характерна высокая потенциальная и низкая реализованная рождаемость. В последующих разделах будут обсуждаться другие обстоятельства, влияющие на рождаемость.

Смертность. Смертность отражает гибель особей в популяции. В определенной степени это понятие является антитезой рождаемости. Смертность эквивалентна уровню смертности в демографии. Подобно рождаемости, смертность можно выразить числом особей, погибших за данный период (число смертей в единицу времени), или же в виде удельной смертности для всей популяции или любой ее части. *Экологическая, или реализованная, смертность* — гибель особей в данных условиях среды. Эта величина, как и экологическая рождаемость, не постоянна и изменяется в зависимости от условий среды и состояния самой популяции. Теоретическая *минимальная смертность* — величина, постоянная для популяции; она представляет собой гибель особей в идеальных условиях, при которых популяция не подвергается лимитирующим воздействиям. Даже в самых лучших условиях особи будут умирать от старости. Этот возраст определяется *физиологической продолжительностью жизни*, которая, конечно же, часто намного превышает среднюю *экологическую продолжительность жизни*. Нередко значительно больший интерес представляет не смертность, а *выживаемость*. Если число погибших особей выразить через M, то выживаемость будет равна $1-M$.

Как и рождаемость, смертность, особенно у высших организмов, широко варьирует с возрастом. В связи с этим большое значение имеет определение удельной смертности для возможно большего числа возрастных групп или стадий развития, поскольку это позволяет экологам выяснить механизмы, определяющие общую смертность в популяции. Полная картина смертности в популяции последовательно описывается статистическими *таблицами выживания*, специально разработанными в демографических исследованиях. Раймонд Пирл впервые использовал таблицы выживания для решения некоторых проблем общей биологии, применив их к данным, полученным в лабораторных исследованиях плодовой мушки *Drosophila* (Pearl, Parker, 1921). Диви (Deevy, 1947, 1950) обобщил в виде таких таблиц данные по многим природным популяциям от коловраток до горного барана. Со времени появления обзоров Диви таблицы выживания были составлены для самых разных природных и экспериментальных популяций. В табл. 6.2 и 6.3 суммированы данные, полученные для аляскинской популяции дикого горного барана, популяции рисового долгоносика и одной гипотетической популяции. В табл. 6.3 включена также удельная рождаемость для разных возрастов. Возраст баранов определяли по рогам (чем старше баран, тем больше

костяных колец). Когда барана убивает волк или он гибнет от других причин, его рога сохраняются еще долгое время. Адольф Мьюри в течение нескольких лет изучал взаимоотношения волка и дикого барана в национальном парке Мак-Кинли на Аляске. Он собрал много рогов, получив, таким образом, интересные данные о возрасте, в котором гибнут бараны в природных условиях, когда они подвержены опасностям, в том числе и нападению хищников — волков (человек их не трогает постольку, поскольку охота на барана в Национальном парке Мак-Кинли запрещена).

Таблица выживания состоит из нескольких столбцов, обозначенных следующим образом: l_x — число особей из 1000 (или любого другого удобного числа) представителей данной популяции, которые выживают к концу определенного интервала времени (день, месяц, год и т. д.), указываемого в столбце x; d_x — число

Таблица 6.2. Таблица выживания для популяции горного барана Далла (*Ovis d. dalli*) (Данные Murie, 1944, из Deevey, 1947), построенная на основе данных о возрасте 608 особей к моменту смерти. Учитывались бараны, погибшие до 1937 г. Данные для обоих полов объединены. Средняя продолжительность жизни — 7,09 лет. Небольшое число черепов было лишено рогов, но, по остеологическим данным, они принадлежали особям 9 лет и старше и поэтому были распределены пропорционально среди старших возрастных групп

Возраст, годы	Отклонение возраста от средней продолжительности жизни, %	Число особей, погибших в каждом возрастном интервале на 1000 рожденных	Число особей, выживших в начале каждого возрастного интервала на 1000 рожденных	Смертность в начале каждого возрастного интервала на 1000 живых особей	Ожидаемая продолжительность жизни, или среднее время предстоящей жизни, у особей, достигших соответствующего возраста
x	x'	d_x	l_x	$1000q_x$	e_x
0—0,5	—100	54	1000	54,0	7,06
0,5—1	—93,0	145	946	153,0	—
1—2	—85,9	12	801	15,0	7,7
2—3	—71,8	13	789	16,5	6,8
3—4	—57,7	12	776	15,5	5,9
4—5	—43,5	30	764	39,3	5,0
5—6	—29,5	46	734	62,6	4,2
6—7	—15,4	48	688	69,9	3,4
7—8	— 1,1	69	640	108,0	2,6
8—9	+13,0	132	571	231,0	1,9
9—10	+27,0	187	439	426,0	1,3
10—11	+41,0	156	252	619,0	0,9
11—12	+55,0	90	96	937,0	0,6
12—13	+69,0	3	6	500,0	1,2
13—14	+84,0	3	3	1000	0,7

Таблица 6.3. Таблицы выживания с удельными величинами выживания и рождаемости

А. Таблица выживания гипотетической популяции с простым жизненным циклом

Возраст, годы	Удельное выживание	Удельная смертность	Удельная рождаемость (число потомков на самку в возрасте x)	
x	l_x	d_x	m_x	$l_x m_x$
0	1,00	0,20	0	0,00
1	0,80	0,20	0	0,00
2	0,60	0,20	1	0,60
3	0,40	0,20	2	0,80
4	0,20	0,10	2	0,40
5	0,10	0,05	1	0,10
6	0,05	0,05	0	0,00
7	0,00			

$\Sigma\, l_x m_x = R_0$ (чистая скорость роста) $= 1{,}90$

Б. Таблица выживания лабораторной популяции рисового долгоносика (*Calandra oryzae*) при оптимальных условиях (29 °С и влажности риса 14%). Соотношение полов равно единице

Середина возрастного интервала, нед	Удельное выживание	Удельная рождаемость, число потомков на 1 самку возраста x	
x	l_x	m_x	$l_x m_x$
4,5	0,87	20,0	17,400
5,5	0,83	23,0	19,090
6,5	0,81	15,0	12,150
7,5	0,80	12,5	10,000
8,5	0,79	12,5	9,875
9,5	0,77	14,0	10,780
10,5	0,74	12,5	9,250
11,5	0,66	14,5	9,570
12,5	0,59	11,0	6,490
13,5	0,52	9,5	4,940
14,5	0,45	2,5	1,125
15,5	0,36	2,5	0,900
16,5	0,29	2,5	0,800
17,5	0,25	4,0	1,000
18,5	0,19	1,0	0,190
			$R_0 = 113{,}560$

особей, погибших в последовательные интервалы времени; q_x — смертность в течение последовательных интервалов по отношению к величине исходной популяции и e_x — ожидаемая продолжительность жизни в конце каждого интервала. Как показано в табл. 6.2, средний возраст горных баранов превышает 7 лет, и если баран

смог выжить в течение первого года, то его шансы на выживание до относительно позднего возраста, несмотря на обилие волков и другие превратности судьбы, остаются довольно высокими.

Кривые, построенные на основе таблиц выживания, могут быть весьма информативными. Если данные столбца l_x отложены на графике, где горизонтальная координата соответствует интервалу времени, а вертикальная — числу выживших, то полученная кривая называется *кривой выживания*. Такие кривые, построенные в полулогарифмическом масштабе, причем интервалы времени по оси абсцисс отложены как процент средней продолжительности жизни (см. столбец x' в табл. 6.2) или как процент общей продолжительности жизни, позволяют сравнивать виды с очень разной продолжительностью жизни. Кроме того, прямая линия, построенная в полулогарифмическом масштабе, свидетельствует о постоянстве удельного выживания.

Кривые выживания подразделяют на три общих типа, показанных на рис. 6.3. Сильно выпуклая кривая (*I* на рис. 6.3) характерна для таких видов, как, например, баран Далла, в популяциях которых смертность почти до конца жизненного цикла остается низкой. (Мы предлагаем нанести данные из столбца l_x табл. 6.3 на полулогарифмическую миллиметровую бумагу и сравнить форму полученной кривой с кривыми на рис. 6.3.) Этот тип кривой выживания характерен для многих видов крупных животных и, конечно, для человека. Другой крайний вариант, сильно вогнутая кривая (*V* на рис. 6.3), получается, если смертность высока на ранних стадиях. Хорошей иллюстрацией этого служат устрицы и другие двустворчатые моллюски, а также дубы: смертность очень велика у свободноплавающих личинок и прорастающих желудей, но, как только особь хорошо приживется на подходящем субстрате, ожидаемая продолжительность жизни сильно увеличивается. К промежуточному типу относятся кривые выживания для тех видов, у которых удельная выживаемость для каждой возрастной группы более или менее одинакова, так что в полулогарифмическом масштабе кривые приближаются к диагоналям (*III*, *IV* на рис. 6.3). Ступенчатый тип кривой выживания характерен для видов, у которых выживаемость сильно варьирует на последовательных стадиях жизненного цикла, как это часто бывает у насекомых с полным превращением (голометаболических), например у бабочек. На изображенной кривой (*II* на рис. 6.3) крутые участки соответствуют стадиям яйца, окукливания и короткоживущему имаго; пологие участки соответствуют стадиям личинки и куколки, у которых смертность ниже (см. Itô, 1959). Вероятно, в природе не существует популяций, у которых выживаемость постоянна на протяжении всего жизненного цикла (кривая *III* на рис. 6.3); однако слегка вогнутые или сигмоидные кривые (*IV* на рис. 6.3) всегда характерны для многих

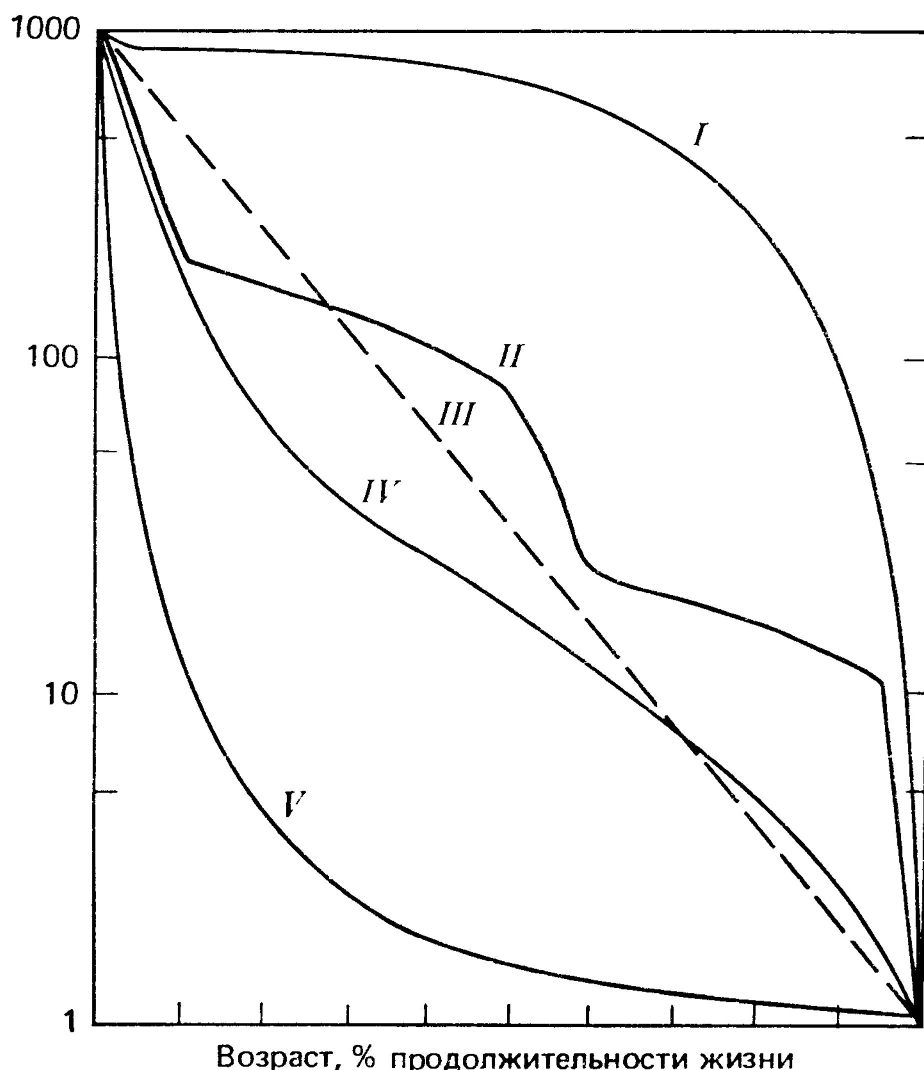


Рис. 6.3. Разные типы кривых выживания. По оси ординат отложено число выживших на тысячу особей (логарифмическая шкала), а по оси абсцисс — возраст в процентах от продолжительности жизни. *I* — выпуклая кривая (наибольшая смертность приходится на конец жизни). *II* — ступенчатая кривая (выживание резко меняется при переходе от одной стадии жизненного цикла к другой). *III* — теоретическая кривая (прямая; выживание для разных возрастов остается постоянным). *IV* — сигмоидная кривая, приближающаяся к *III*. *V* — вогнутая кривая (смертность очень высока на ранних стадиях).

птиц, мышей и кроликов. В этих случаях смертность высока у молодых особей, а у взрослых (в возрасте 1 года и старше) она ниже и более или менее постоянна.

Форма кривой выживания связана со степенью заботы о потомстве и другими способами защиты молоди. Так, кривые выживания пчел и дроздов (которые заботятся о потомстве) значительно менее вогнуты, чем у кузнечиков и сардин (которые не заботятся о потомстве). У последних видов это обстоятельство, без сомнения, компенсируется значительно бо́льшим числом откладываемых яиц (отношение максимальной к реализованной рождаемости велико, как отмечалось в предыдущем разделе).

Форма кривой выживания очень часто варьирует также и в зависимости от плотности популяции. На рис. 6.4 показаны кривые выживания двух популяций оленя, обитающих в зарослях чапараля в Калифорнии. Кривая выживания более плотной популяции заметно вогнута. Иными словами, у оленей, живущих на освоенной территории, где количество пищи больше в результате планомерного выжигания старых зарослей, ожидаемая продолжительность жизни меньше, чем у оленей, живущих на неосво-

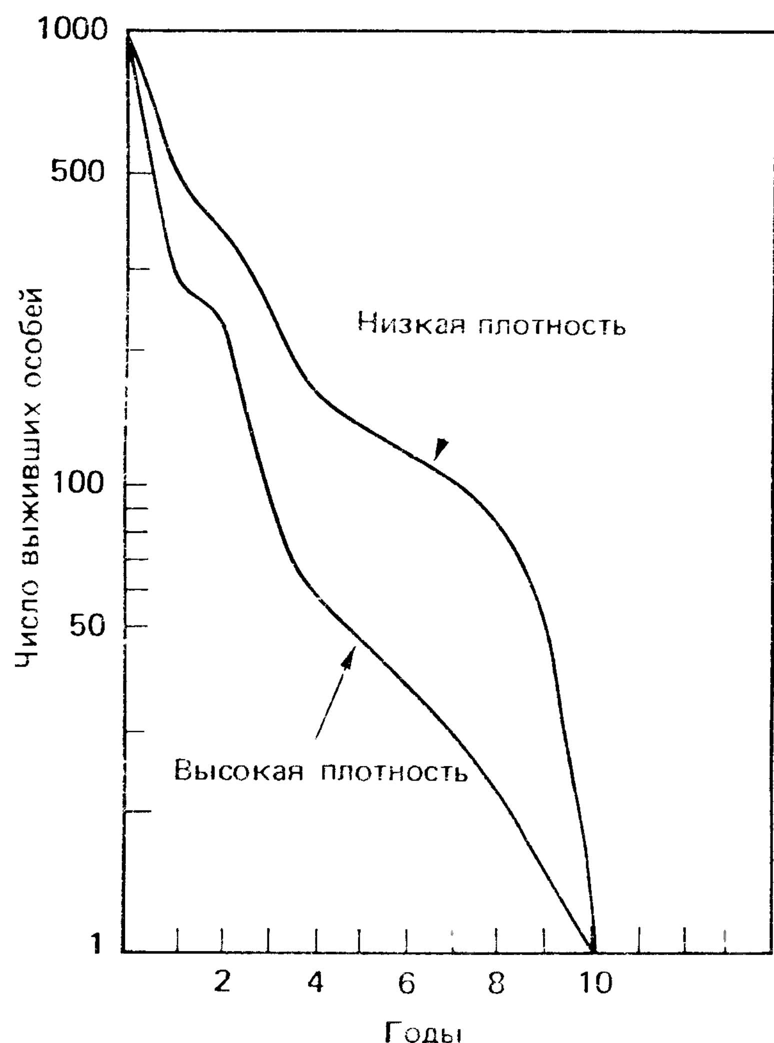


Рис. 6.4. Кривые выживания для двух стабильных популяций чернохвостого оленя, обитающих в зарослях чапараля в Калифорнии. Популяция с высокой плотностью (примерно 40 оленей на 1 км^2) обитает на территории, где покров открытых кустарников и травянистых растений путем регулярных палов постоянно поддерживается в таком состоянии, что имеется большое количество новых побегов, которые олени обгрызают. Популяция с низкой плотностью (примерно 17 оленей на 1 км^2) обитает на территории, где не ведется хозяйства; старые заросли кустарников не выжигались уже 10 лет. Свежие гари могут прокормить до 57 оленей на 1 км^2, но эта популяция нестабильна, и поэтому кривые выживания нельзя строить по данным о возрастном распределении. (По Taber и Dasmann, 1957.)

енной территории; это, по-видимому, связано с более интенсивной охотой, внутривидовой конкуренцией и т. д. С точки зрения охотника, освоенная территория более благоприятна, но с точки зрения оленя, на менее населенной территории больше шансов выжить. То же самое можно сказать и относительно человеческих популяций, где высокая плотность не всегда бывает благоприятна для отдельного индивидуума. Многие экологи считают, что быстрый рост и высокая плотность в популяциях человека опасны не столько для выживания, сколько для качества жизни индивидуума. И это несмотря на то, что «экологическая» продолжительность жизни человека значительно увеличилась благодаря достижениям современной медицины, улучшению питания и т. д. Кривая выживания для человека приближается к остроугольному типу с минимумом смертности. Однако максимальная, или «физиологическая», продолжительность жизни человека, по-видимому, не увеличилась, поскольку в наше время до 100 лет доживает не больше людей, чем в минувшие столетия. Эти парадоксы еще будут обсуждаться в гл. 8.

Чтобы подготовить основу для создания математических моделей роста популяций, которые будут рассматриваться в следующих разделах, целесообразно дополнить таблицы выживания данными по удельной рождаемости (числом потомков, производимых самкой в единицу времени) в каждом возрастном классе. В табл. 6.3 это столбец m_x, так что теперь это не просто таблица «смертей».

Если перемножить величины l_x и m_x и результаты для разных возрастных классов сложить, то получится чистая скорость размножения (R_0).

Таким образом,

$$R_0\,(\text{чистая скорость размножения}) = \Sigma l_x \cdot m_x$$

(в данном случае l_x относится только к самкам). Величина чистой скорости размножения 1,9 в табл. 6.3 означает, что число потомков на каждую самку составляет 1,9. Если число самок равно числу самцов, то получается, что примерно за одно поколение популяция полностью обновляется. Лабораторная популяция рисового долгоносика при самых оптимальных условиях увеличивается через каждое поколение в 113,6 раз (т. е. $R_0 = 113{,}6$; табл. 6.3, *Б*). В природе в стабильных условиях величина R_0 для популяции в целом должна составлять около 1. Перис и Пителка (Paris, Pitelka, 1962), использовав таблицы выживания и данные по l_x и m_x по годовым классам, высчитали величину R_0 для популяции мокриц в злаковнике. Она оказалась равной 1,02, что свидетельствует о приблизительном равновесии между числом рождений и числом смертей.

Особенности размножения сильно влияют на рост популяции и другие ее характеристики. Естественный отбор может воздействовать на разные типы изменений жизненного цикла, что приводит к появлению адаптивных свойств. Так, давление отбора может изменить сроки начала размножения, не затрагивая общее число производимых потомков, или же отбор может влиять на продукцию, или «величину выводка», не меняя сроков размножения. Эти и многие другие аспекты динамики популяции можно выявить при анализе таблиц выживания.

Возрастной состав популяции. Возрастная структура популяции является ее важной характеристикой, которая, как было показано на примерах, обсуждавшихся в предыдущем разделе, влияет как на рождаемость, так и на смертность. Соотношение разных возрастных групп в популяции определяет ее способность к размножению в данный момент и показывает, чего можно ожидать в будущем. Обычно в быстро растущих популяциях значительную долю составляют молодые особи, в популяции, находящейся в стационарном состоянии, возрастное распределение более равномерно, а в популяции, численность которой снижается, будет содержаться большая доля старых особей (рис. 6.5 и 6.6). Возрастная структура популяции может изменяться и без изменения ее численности. По имеющимся данным, для каждой популяции характерно «нормальное», или стабильное, возрастное распределение, к которому направлены изменения реальных распределений; теоретически это впервые предсказал Лотка (Lotka, 1925). Коль скоро достигается стабильное возрастное распределение, вре-

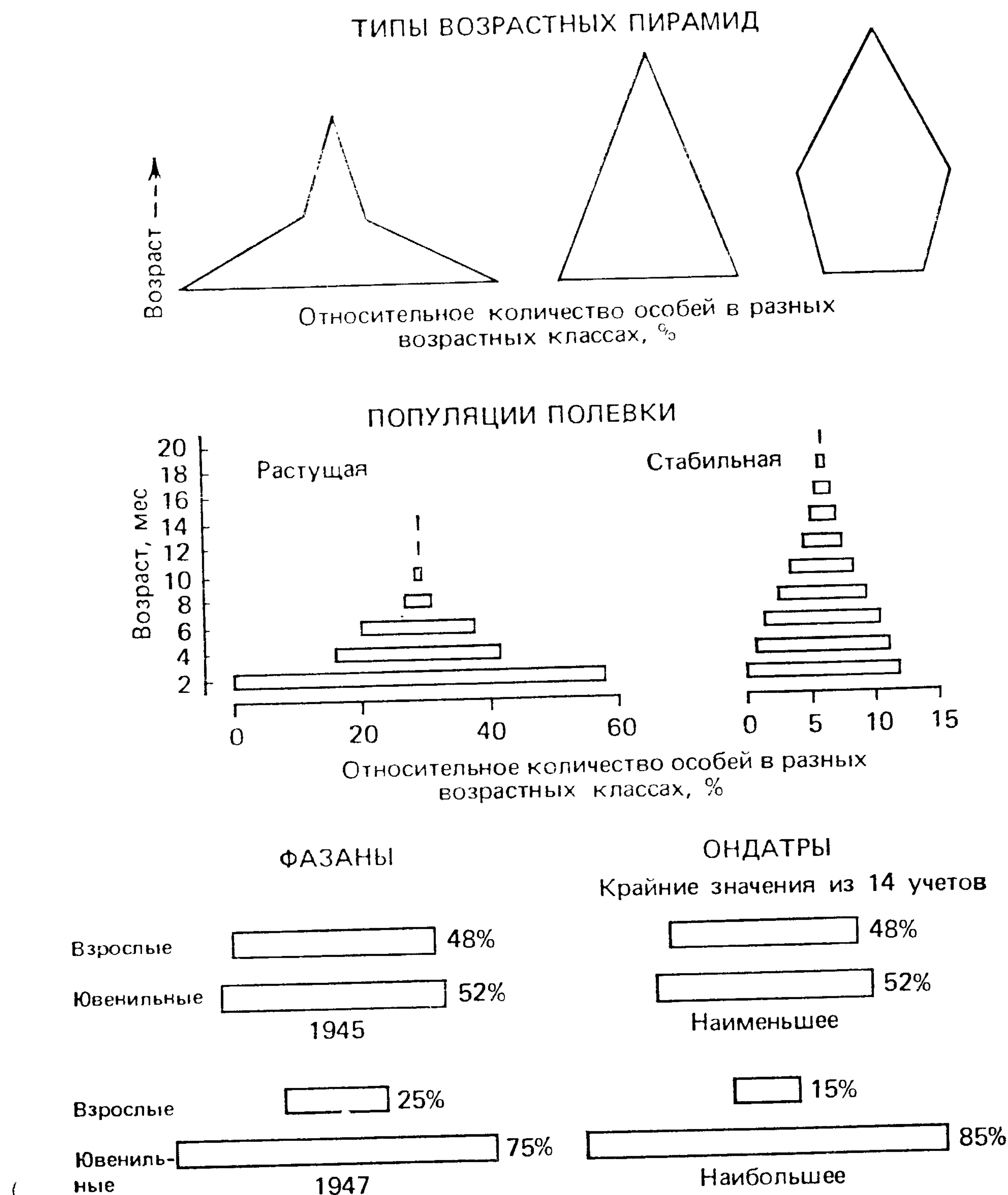


Рис. 6.5. Возрастные пирамиды. *Вверху*. Три типа возрастных пирамид, характеризующих популяции с высокой, умеренной и малой численностью (в %) молодых особей. *В середине*. Возрастные пирамиды лабораторных популяций полевки *Microtus agrestis*. *Слева*. Экспоненциальный рост популяции в нелимитирующей среде. *Справа*. Рождаемость и смертность равны. (Leslie, Ranson, 1940). *Внизу*. Крайние случаи соотношений численности ювенильных и взрослых особей у фазана в Северной Дакоте (Kimball, 1948) и ондатры на востоке США (Petrides, 1950).

менные отклонения от него могут быть вызваны лишь необычными увеличениями рождаемости или смертности, после чего происходит спонтанный возврат к стабильной ситуации. По мере развития человеческого общества от состояния освоения новых территорий и быстрого роста численности к зрелому состоянию стабильной популяции процент населения в младших возрастных классах уменьшается (рис. 6.6). Это изменение возрастной структуры и увеличение процента населения старших возрастных классов оказывает глубокое воздействие на жизненный уклад общества и его экономику.

Упрощенно в популяции можно выделить три экологические возрастные группы: *пререпродуктивную*, *репродуктивную* и *пост-*

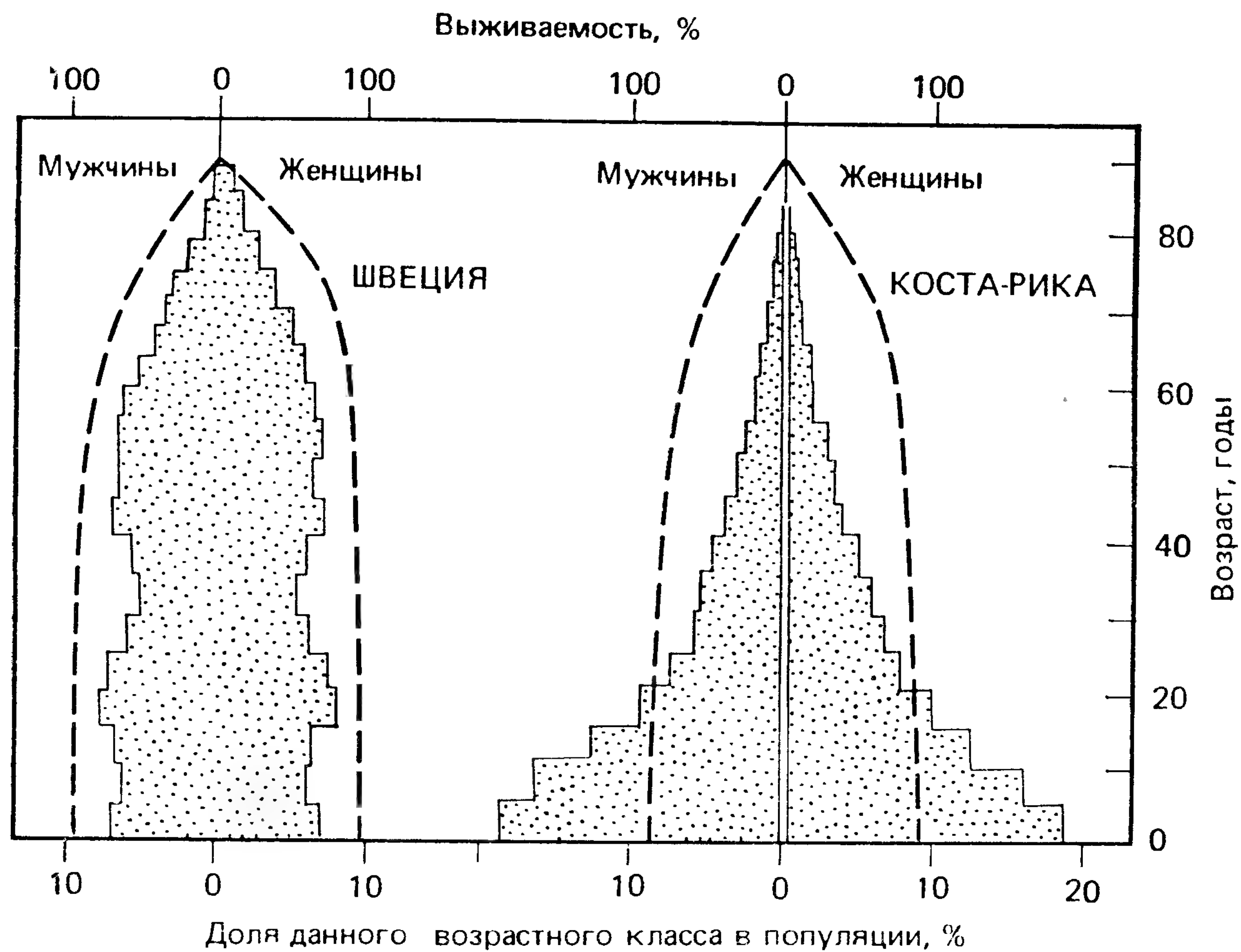


Рис. 6.6. Возрастная структура популяции человека, рассчитанная отдельно для мужчин и женщин в Швеции (1965 г.) и Коста-Рике (1963 г.). Население Швеции увеличивалось медленно, поэтому основание пирамиды узкое. Велик процент старших возрастных классов (40—60 лет). Расширение возрастного класса 15—23 года явилось следствием резкого увеличения рождаемости после второй мировой войны. Быстрый рост населения Коста-Рики сформировал пирамиду с широким основанием и высоким процентом населения моложе 25 лет. (Ricklefs, 1979, по данным Keyfitz, Fieger, 1968.)

репродуктивную. Длительность этих возрастов по отношению к общей продолжительности жизни сильно варьирует у разных организмов. У современного человека три этих «возраста» приблизительно одинаковы, на каждый из них приходится около трети жизни. У первобытных людей пострепродуктивный период был намного короче. Для многих животных и растений характерен очень длительный пререпродуктивный период. У некоторых животных, в особенности у насекомых, пререпродуктивный период чрезвычайно длителен, репродуктивный период очень короткий, а пострепродуктивный период отсутствует совсем. Классические примеры — некоторые виды поденок (Ephemeridae) и 17-летняя цикада. У поденок личиночное развитие в воде занимает от года до нескольких лет, а во взрослом состоянии они живут всего несколько дней. У цикад необычайно продолжителен период развития (хотя и не обязательно 17 лет), но взрослые насекомые живут менее одного сезона.

У промысловых птиц и пушных зверей отношение сеголетков к старшим возрастным группам служит показателем тенденции изменения численности популяции. Это отношение определяют во время охотничьего сезона (осенью или зимой) по выборке из популяции, полученной охотниками или промысловиками. В об-

щем высокая численность молоди по сравнению с численностью взрослых, как это видно из нижних схем на рис. 6.5, указывает на то, что сезон размножения сложился успешно; и если смертность молоди не будет чрезмерной, то можно ожидать увеличения популяции в следующем году. Наибольший процент молоди (85%) отмечался в популяции ондатры (рис. 6.5 внизу справа), которая несколько предшествующих лет подвергалась интенсивной промысловой нагрузке. Вызванное таким воздействием общее снижение численности популяции привело, по-видимому, к увеличению рождаемости у выживших особей, что указывает на гибкость, свойственную популяциям ондатры, — они быстро восстанавливают свою численность после периодов высокой смертности.

Явление, известное под названием «доминирование возрастного класса», часто наблюдается в популяциях рыб, для которых характерна высокая потенциальная рождаемость. Когда в результате чрезвычайно высокой выживаемости икры и личинок значительную часть популяции составляют особи определенного возрастного класса, в последующие несколько лет размножение подавляется. Классический пример этого — данные Йорта по сельди в Северном море (рис. 6.7). Рыбы возрастного класса 1904 года доминируют в уловах с 1910 года (когда особи этой группы достигли 6-летнего возраста; к этому времени они уже достаточно крупны и эффективно вылавливаются промысловыми орудиями) до 1918 года (когда в 14-летнем возрасте они еще превосходили по численности рыб младших возрастных групп). Такая ситуация порождает иногда периодичность общих уловов, которые были велики в 1910 г. и снижались в последующие годы по мере снижения численности доминирующего возрастного класса до тех пор, пока его не заменили другие классы. Мы наблюдаем здесь нечто вроде компенсаторного механизма, когда высокая выживаемость с большой вероятностью сопровождается годами низкой выживаемости. Ихтиологи еще не пришли к единому мнению относительно того, какие внешние факторы обусловливают наблюдающийся время от времени необычный характер выживания.

2. Основные представления о скоростях

Популяции изменчивы по своей сути. Даже если сообщество и экосистема кажутся неизменными, плотность, рождаемость, выживание, возрастная структура, скорость роста и другие характеристики популяции обычно изменяются по мере того, как вид постоянно подстраивается к сезонам, физическим факторам и другим видам. Экологов соответственно в большей мере интересует не величина и структура той или иной популяции в некоторый момент времени, а то, как часто и с какой скоростью в по-

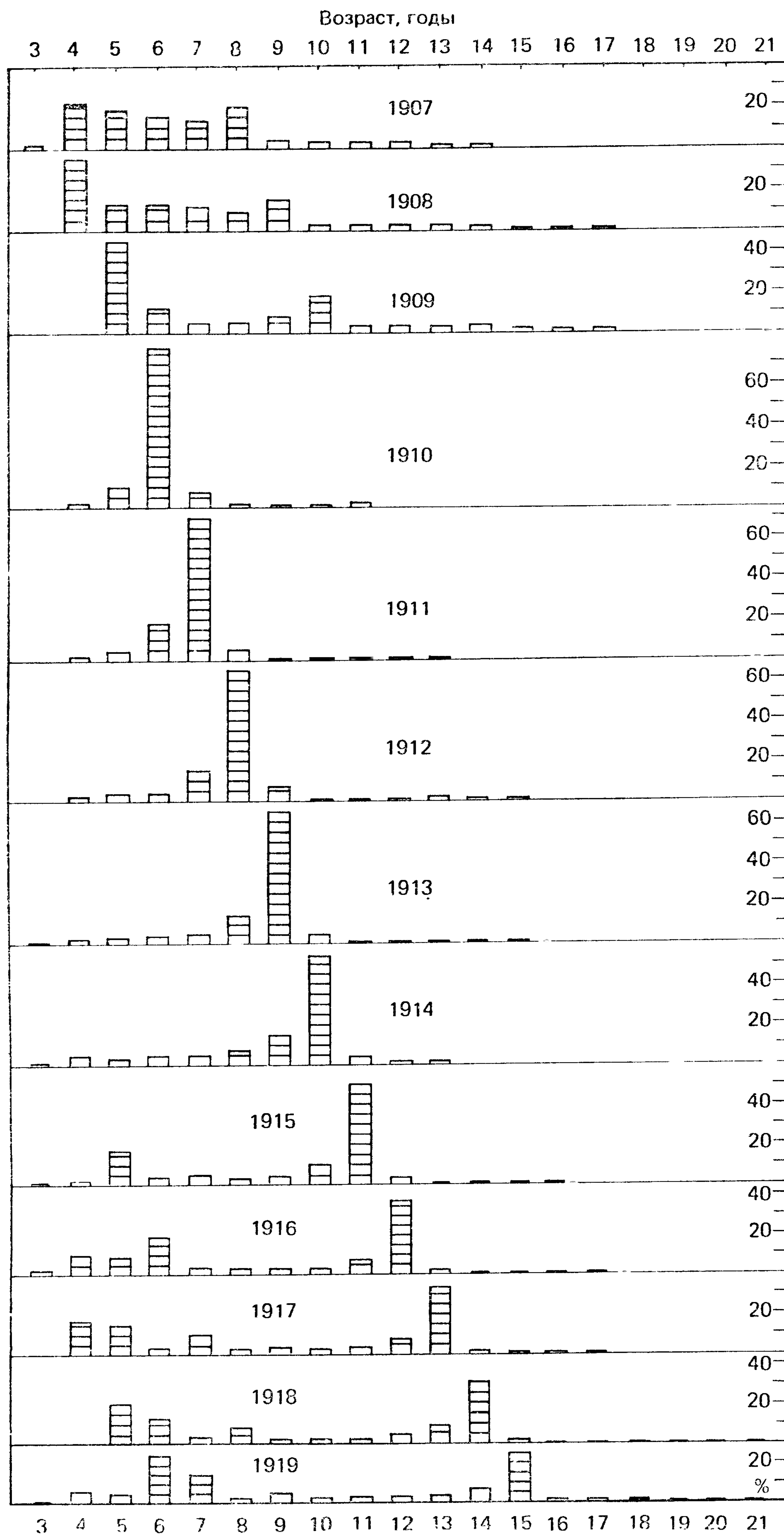


Рис. 6.7. Возрастное распределение сельди Северного моря в промысловых уловах за период с 1907 по 1919 г. иллюстрирует феномен доминирующего возрастного класса. Особи 1904 г. очень многочисленны и доминируют в популяции на протяжении многих лет. Рыбы моложе 5 лет не попадают в сети, поэтому класс 1904 г. не выявляется до 1909 г. Возраст рыб определяли по кольцам роста на чешуе, которые образуются ежегодно подобно годичным кольцам на деревьях. (По Hjort, 1926.)

пуляциях происходят изменения. Поэтому при изучении экологии популяции все чаще используют дифференциальное исчисление — раздел математики, оперирующий не самими величинами, а скоростью их изменения. Краткий обзор представлений о скоростях может помочь тем, кто еще не знаком с этой областью.

Скорость можно определить, разделив изменение некоторой величины на интервал времени, в течение которого произошло это изменение. Скорость, выраженная таким образом, будет характеризовать быстроту изменения чего-то во времени. Так, число километров, которое проехал автомобиль за час, — это скорость его движения, а число особей, родившихся за год,— это скорость рождаемости. Предлоги «в» или «за» означают «деленное на». Вспомним (гл. 3, разд. 3), что продуктивность — это скорость, а не неподвижное состояние.

«Изменение» иногда принято сокращенно обозначать символом Δ (дельта) перед буквой, обозначающей изменяющийся параметр. Так, если N представляет собой число организмов, а t — время, то

ΔN = изменение числа организмов,

$\frac{\Delta N}{\Delta t}$ или $\Delta N/\Delta t$ = средняя скорость изменения числа организмов за (деленное на) определенное время. (Это и есть скорость роста.)

$\frac{\Delta N}{N\Delta t}$ или $\Delta N/(N\Delta t)$ = средняя скорость изменения числа организмов в расчете на 1 особь (скорость роста, деленная на исходное число организмов или же на среднее их число за определенный период времени). (Этот параметр часто называют удельной скоростью роста и используют при сравнении популяций разной величины. Умножая удельную скорость на 100, т. е. $\Delta N/(N\Delta t)\times 100$, мы получаем скорость роста популяции в процентах.)

Часто нам необходимо знать не только среднюю скорость, но и теоретическую мгновенную скорость в тот или иной момент времени; иными словами, такую скорость, когда Δt стремится к нулю. В математическом анализе в тех случаях, когда рассматривают мгновенную скорость, Δ заменяют буквой d (символ для производной). В этом случае предыдущие выражения приобретают следующий вид:

dN/dt = скорость изменения числа организмов за единицу времени в некоторый момент,

$dN/(N\,dt)$ = скорость изменения числа организмов в расчете на 1 особь в единицу времени в некоторый момент.

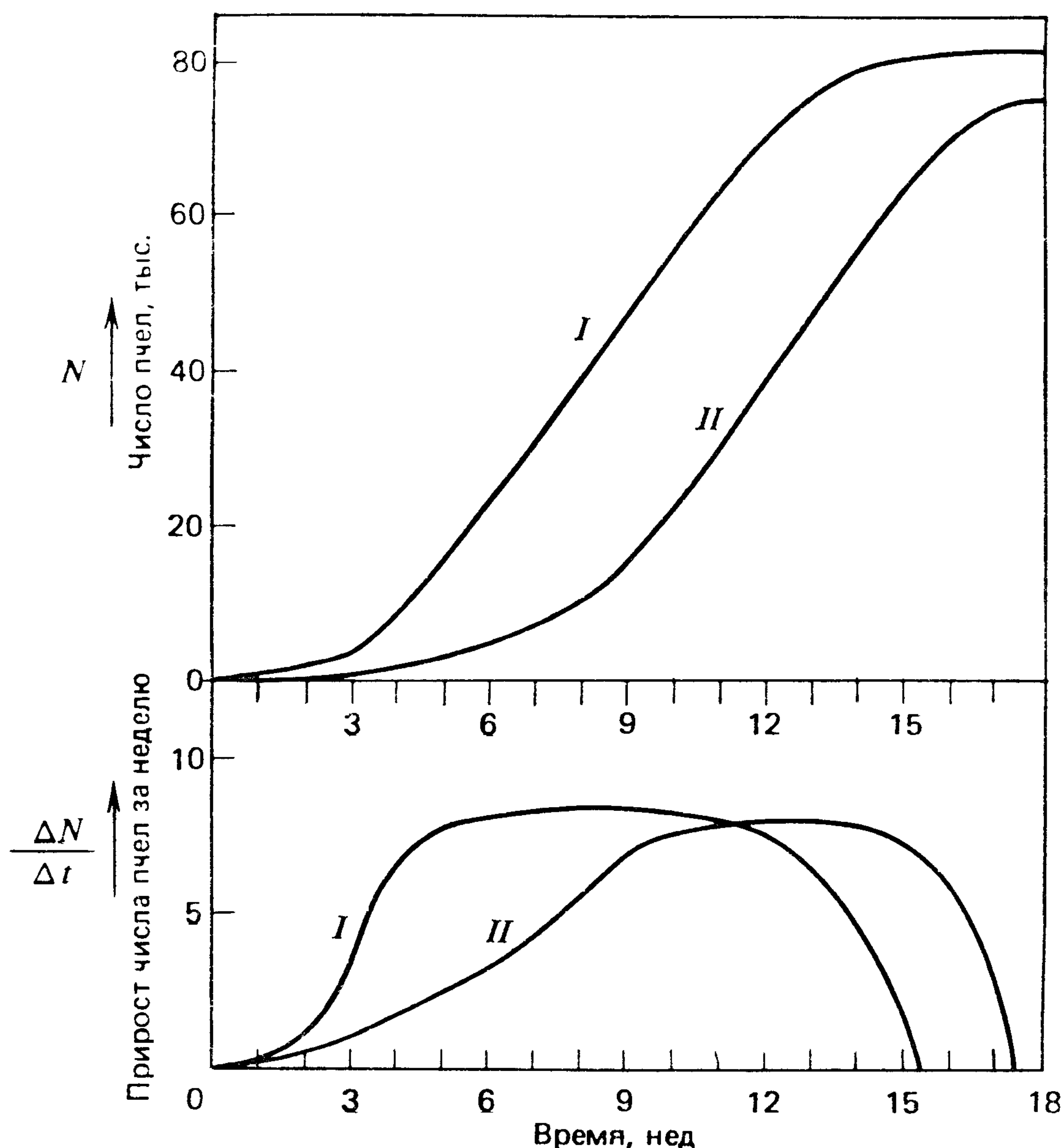


Рис. 6.8. Кривые роста популяции *(вверху)* и кривые скорости роста *(внизу)* двух колоний пчел на одной и той же пасеке. *I* — итальянские пчелы. *II* — кипрские пчелы. (Из Bodenheimer, 1937.)

На рис. 6.8 показано различие между кривой роста и кривой скорости роста. Как будет показано в разд. 4, S-образные кривые роста и одновершинные кривые скорости роста часто характеризуют ранние стадии роста популяций.

В любой точке кривой роста скорость роста равна наклону этой кривой (тангенсу касательной). Так, в случае популяции *А* на рис. 6.8 скорость роста максимальна между 4-й и 11-й неделями и равна нулю после 16-й недели. В популяции *Б* максимальная скорость наблюдается между 9- и 16-й неделями и нулевая — после 18-й недели. С величиной $\Delta N/\Delta t$ удобнее оперировать при построении модели на основе исходных данных, но при математическом манипулировании над моделями ее следует заменить величиной dN/dt.

Мгновенную скорость dN/dt нельзя измерить непосредственно; точно так же нельзя непосредственно вычислить величину $dN/(Ndt)$, исходя из данных по учету популяций. Для вычисле-

ния мгновенной скорости роста с использованием уравнений, приведенных в разд. 4, необходимо знать тип кривой роста популяции. Мгновенную скорость роста популяции нельзя измерить так, как измеряют скорость движения автомобиля. Конечно, можно получить приближенную оценку скорости, производя измерения через очень малые интервалы. Мы можем отложить на графике любые полученные результаты, соединить точки линиями и тогда определить, какой тип уравнения в большей степени отвечает реальной кривой роста или, точнее, какое уравнение лучше соответствует факторам, контролирующим рост конкретной популяции (таким образом мы избегаем процедуры «подгонки кривой» в явном виде).

3. Внутренняя скорость естественного роста

Определения

Если среда не налагает никаких ограничений (пространство, пища и другие организмы не оказывают лимитирующего действия), удельная скорость роста (скорость роста популяции в расчете на 1 особь) для данных микроклиматических условий становится постоянной и максимальной. Значение скорости роста в этих благоприятных для популяции условиях характеризует соответствующую возрастную структуру популяции и представляет собой единственный показатель наследственно обусловленной способности популяции к росту. Этот показатель обозначают символом r, являющимся экспонентой в дифференциальном уравнении роста популяции в *нелимитирующей среде* при определенных физических условиях:

$$dN/dt = rN; \quad r = dN/(Ndt). \tag{1}$$

Это выражение аналогично тому, которое было использовано в разд. 2. Параметр r можно рассматривать как *коэффициент мгновенного роста популяции*. Путем элементарного интегрирования получаем экспоненциальную зависимость

$$N_t = N_0 e^{rt}, \tag{2}$$

где N_0 — численность в начальный момент времени, N_t — численность в момент времени t и e — основание натуральных логарифмов. Логарифмируя обе части равенства, получаем уравнение в форме, удобной для проведения расчетов:

$$\ln N_t = \ln N_0 + rt; \quad r = \frac{\ln N_t - \ln N_0}{t}. \tag{3}$$

Пользуясь последним уравнением, можно вычислить показатель r по двум измерениям численности популяции [N_0 и N_t или в лю-

бые два момента времени в фазе нелимитируемого роста; в этом случае в приведенном уравнении величины N_{t1} и N_{t2} подставляют вместо N_0 и N_t, а вместо t — разность $(t_2—t_1)$].

Показатель r — это фактически разность между удельной мгновенной скоростью рождаемости b (т. е. скоростью рождаемости в единицу времени на 1 особь) и мгновенной скоростью смертности d и может быть выражен так:

$$r = b - d. \quad (4)$$

Общая скорость роста популяции в нелимитирующей среде (r) зависит от возрастного состава и удельной скорости роста, обусловленных вкладом в размножение различных составляющих популяцию возрастных групп. Таким образом, показатели скорости роста для одного вида могут быть различными в зависимости от структуры популяций. Когда устанавливается стационарное и стабильное возрастное распределение, удельную скорость роста называют *внутренней скоростью естественного роста* или r_{max}. Максимальное значение r часто называют *биотическим или репродуктивным потенциалом*. Название это менее специально, но более употребительно. Разницу между максимальным r, или биотическим потенциалом, и скоростью роста, наблюдаемой в реальных полевых или лабораторных условиях, часто используют как меру *сопротивления среды*, которая характеризует сумму всех лимитирующих факторов среды, препятствующих реализации биотического потенциала.

Объяснения

Такие показатели, как рождаемость, смертность и возрастное распределение, весьма важны, но каждый из них сам по себе мало что дает; в частности, по каждому из них нельзя судить о росте популяции как целого, о характере изменений, которые произойдут при изменении условий среды, о максимальных возможностях популяции и отличии их от ее реальных возможностей. Для обозначения максимального репродуктивного усилия Чепмен (Chapman, 1928) предложил термин *биотический потенциал*. Он определил его как «врожденное свойство организма к размножению и выживанию, т. е. к увеличению численности. Это своего рода алгебраическая сумма числа молодых особей, производимых за каждый цикл размножения, числа циклов размножения за данный период времени, соотношения полов и общей способности организма выживать при данных физических условиях». Однако весьма общий характер определения биотического, или репродуктивного, потенциала, данного выше, привел к тому, что разные исследователи вкладывают в него разный смысл. Для одних он означает некую туманную способность к размножению, скрытую

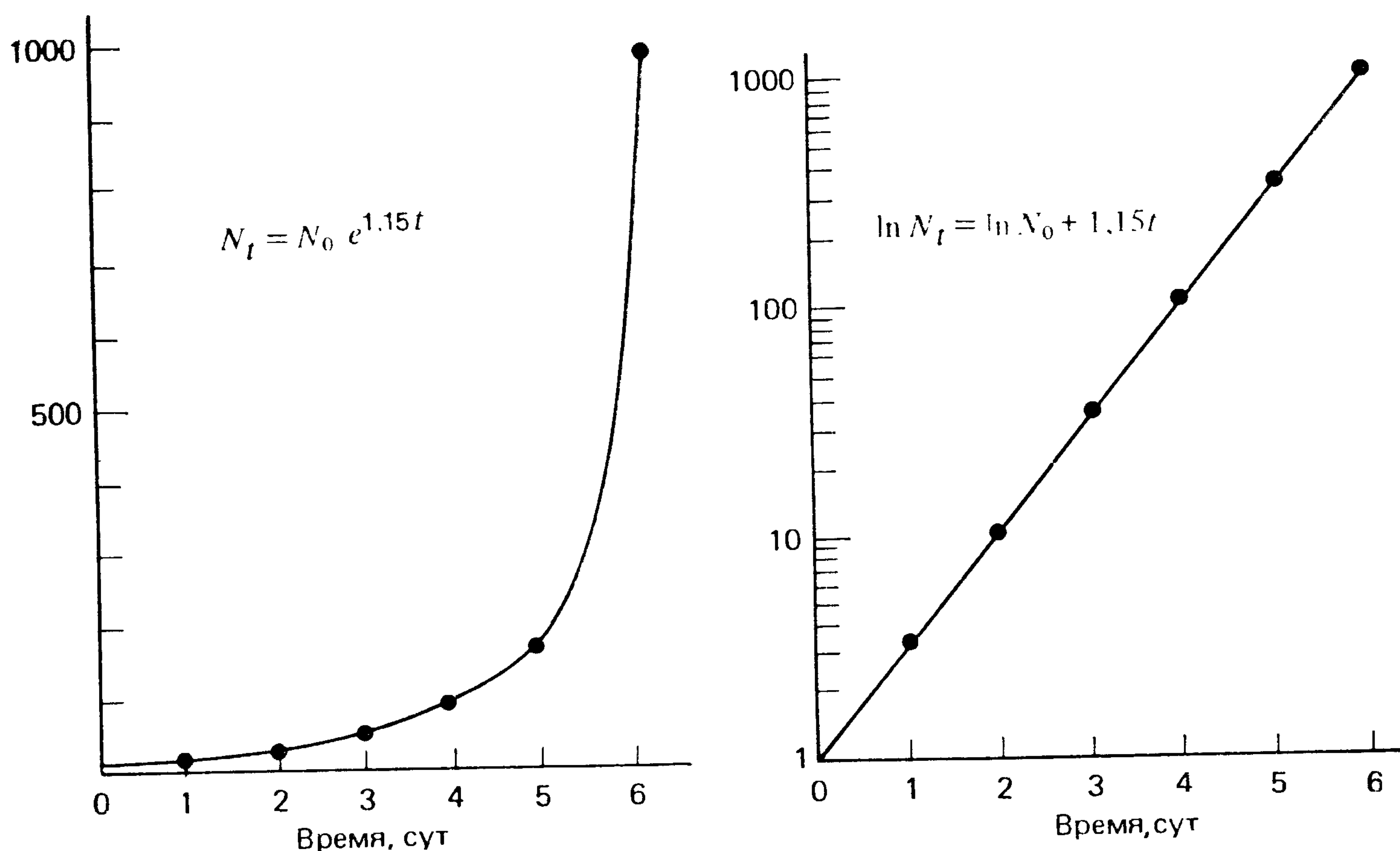


Рис. 6.9. Кривая роста одной и той же популяции, построенная двумя разными способами. Число особей (N) отложено в арифметическом *(слева)* и логарифмическом масштабе *(справа)*. Рассматривается гипотетическая популяция микроорганизмов, растущая экспоненциально в течение 6 суток; в этот период каждые два дня численность возрастала в 10 раз. Объяснения уравнений см. в тексте.

в популяциях и, к счастью, никогда не проявляющуюся в полной мере благодаря воздействию окружающей среды («в неконтролируемых условиях потомство одной пары мух через несколько лет весило бы больше, чем земной шар»). Другие представляют его просто и более конкретно, как то максимальное число яиц, семян, спор и т. д., которое может продуцировать наиболее плодовитая особь, хотя обычно такое представление имеет мало значения применительно к популяции, поскольку в большинстве популяций все особи не способны постоянно поддерживать максимальную продуктивность.

Лотка (Lotka, 1925), Даблин и Лотка (Dublin, Lotka, 1925), Лесли и Рэнсон (Leslie, Ranson, 1940), Бирч (Birch, 1940) и другие исследователи выразили это довольно широкое представление о биотическом потенциале в математических терминах, понятных на любом языке (однако подчас лишь с помощью хороших математиков). Хорошо сказал по этому поводу Бирч: «Если попытаться количественно выразить «биотический потенциал» Чепмена с помощью всего лишь одного показателя, то, по-видимому, лучше всего для этого использовать параметр r, поскольку он характеризует внутренне присущую животным способность к увеличению численности в отсутствие лимитирующих факторов среды». Как будет отмечено далее, показатель r часто используется также для количественного выражения «репродуктивной приспособленности» в генетическом смысле.

Если вспомнить о кривых роста, обсуждавшихся в разд. 2, то r представляет собой удельную скорость роста ($\Delta N/N\Delta t$) только для случая экспоненциального роста популяции. Уравнение (3), приведенное в разд. «Определения», есть уравнение прямой. Следовательно, величину r можно определить графически. Если кривую роста вычерчивать в логарифмическом или полулогарифмическом масштабе, то при экспоненциальном росте график зависимости логарифма численности популяции от времени будет иметь вид прямой линии, а r будет наклоном этой прямой. Чем круче наклон, тем выше внутренняя скорость роста. На рис. 6.9 одна и та же кривая роста построена двумя способами: слева численности (N) отложены на арифметической, а справа — на логарифмической шкале (правый график на полулогарифмической шкале). В этом примере гипотетическая популяция микроорганизмов шесть дней находилась в состоянии экспоненциального роста, причем каждые двое суток происходило десятикратное увеличение численности. Наклон прямой на полулогарифмическом графике равен 1,15; это и есть величина r. В этом нетрудно убедиться, подставляя в уравнение (3) две любые величины численности популяции, например, на 2- и 4-е сутки:

$$r=\frac{\ln N_{t_2}-\ln N_{t_1}}{t_2-t_1},$$

$$r=\frac{\ln 100-\ln 10}{2}.$$

Воспользовавшись таблицей натуральных логарифмов, получаем

$$r=\frac{4{,}6-2{,}3}{2}=1{,}15\,.$$

Чрезвычайно широкий диапазон значений биотического потенциала выявляется особенно отчетливо, если выражать его с помощью величины, показывающей, во сколько раз увеличится численность при экспоненциальном росте или какое время требуется для удвоения популяции. Эти два параметра математически выводятся из внутренней скорости роста:

Конечная скорость прироста: $\lambda=e^r$; $\log_e\lambda=r$; $\lambda=\text{antilog}_e r$.
Время удвоения: $t=\log_e 2/r=0{,}6931/r$
(эту величину мы получаем из уравнения (2), принимая $N_t/N_0=2$).

При максимальной внутренней скорости роста время удвоения для популяции мучного хрущака в оптимальных лабораторных условиях составляет меньше недели (см. Leslie, Park, 1949). Для человека время удвоения в 1968 г. составляло 35 лет (Ehrlich, Ehrlich, 1970), однако в некоторых странах население удваива-

ется быстрее. Смит (Smith, 1954) полагает, что r и соответственно периоды удвоения в живой природе различаются более чем на шесть порядков.

Коэффициент роста популяции r не следует путать с чистой скоростью размножения R_0, рассмотренной в разд. 1 (см. табл. 6.3). R_0 связано со временем генерации и не подходит для сравнения разных популяций, характеризующихся различным временем генерации. Однако среднее время генерации (T) связано с R_0 и r следующим образом:

$$R_0 = e^{rT}, \text{ отсюда } T = \frac{\log_e R_0}{r}.$$

Зависимость между T, R_0 и r для популяций различных животных графически представлена на стр. 52 книги Слободкина (Slobodkin, 1962). В природных популяциях в непродолжительные периоды времени, когда пища имеется в изобилии, отсутствуют скученность, враги и т. д., нередко проявляется экспоненциальный характер роста. В таких условиях популяция в целом растет с огромной скоростью, хотя при этом каждый организм размножается с той же скоростью, что и раньше, а удельная скорость роста постоянна. «Цветение» планктона, упомянутое в предыдущих главах, вспышки численности вредителей, рост бактерий на свежей культуральной среде — служат примерами ситуаций, в которых рост может быть логарифмическим. Подобный характер изменений отмечается и для многих других явлений, например поглощения света, мономолекулярных химических реакций, роста сложных процентов. Очевидно, что экспоненциальный рост не может продолжаться очень долго, а часто и вовсе не реализуется. Взаимодействия с другими популяциями, а также сопротивление внешней среды быстро снижают скорость роста и различным образом влияют на характер роста популяции.

4. Кривая роста популяции

Определения

Характер увеличения численности популяции может быть различным, и в связи с этим выделяют различные типы роста популяции. По форме кривых роста, построенных в арифметическом масштабе, можно выделить два основных типа: рост, описываемый *J-образной* и *S-образной*, или *сигмоидной*, *кривой*. Эти противоположные типы в соответствии с особенностями разных организмов и условий среды могут усложняться, модифицироваться или сочетаться различным образом. При J-образной кривой плотность быстро возрастает по экспоненте (как показано на рис. 6.9),

но затем, когда начинают действовать сопротивление среды или другой лимитирующий фактор (обычно более или менее резко), рост быстро прекращается. Этот тип роста может быть описан простым экспоненциальным уравнением, рассмотренным в предыдущем разделе:

$$\frac{dN}{dt} = rN \text{ при заданном ограничении на величину } N.$$

При описываемом сигмоидной кривой типе роста популяция вначале увеличивается медленно (фаза положительного ускорения или становления), затем быстрее (возможно, приближаясь к логарифмической фазе), но вскоре под влиянием сопротивления среды (возрастающем в процентном отношении) рост постепенно замедляется (фаза отрицательного ускорения); в конце концов будет достигнуто равновесие, которое и сохраняется. Такой тип роста можно описать простым логистическим уравнением:

$$\frac{dN}{dt} = rN\frac{(K - N)}{K}.$$

Верхний предел увеличения численности популяции, соответствующий константе K, называется *верхней асимптотой* сигмоидной кривой. Ее называют также пределом роста. При J-образном типе роста равновесие не достигается, напротив, плотность может колебаться в соответствии с ограничениями ресурсов, физическими факторами и взаимодействием с другими популяциями (например, хищниками). Два описанных типа роста и некоторые их варианты схематически показаны на рис. 6.10.

Объяснения

Когда тех или иных животных интродуцируют в незанятые области или они сами распространяются туда (как это бывает, например, в начале сезона), часто можно наблюдать характерный тип роста популяции. На графике, построенном в арифметическом масштабе, участок кривой, соответствующей росту популяции, часто имеет S- или J-образную форму (рис. 6.10, *А*, *Б*). Интересно отметить, что два основных типа роста, описываемые этими кривыми, сходны с двумя типами метаболизма или роста, которые были описаны для отдельных особей (Bertalanffy, 1957). Однако неясно, существует ли причинная связь между ростом популяций и ростом особей. При нынешнем уровне наших знаний можно только отметить сам факт некоторого сходства в форме кривых. Популяции и сообщества не являются «сверхорганизмами», но могут обладать аналогичными организмам свойствами (гл. 2, разд. 6).

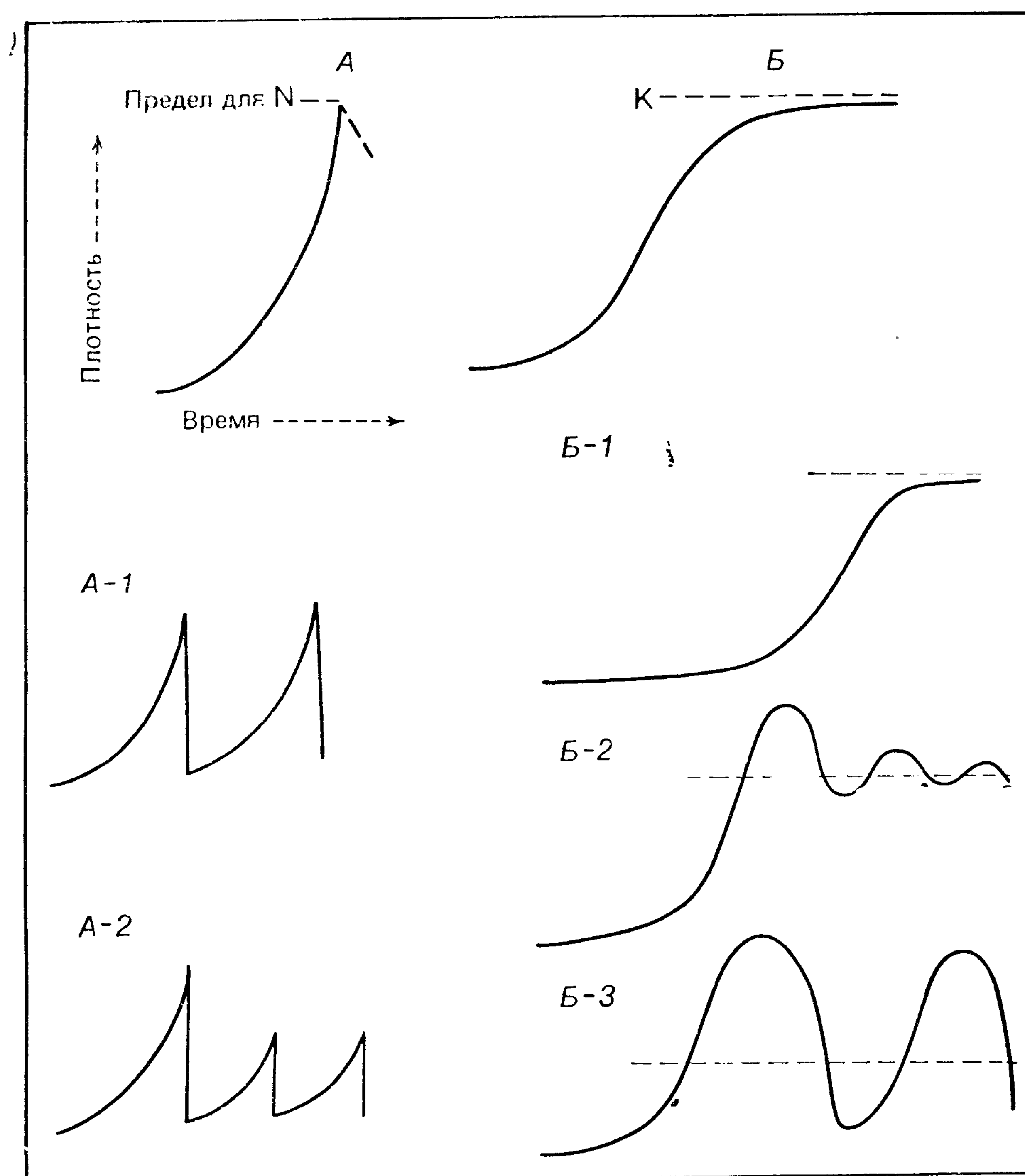


Рис. 6.10. Некоторые особенности формы кривых роста популяции при изображении в линейном масштабе. Показаны J-образная кривая (экспоненциальный рост) (*А*), S-образная кривая (сигмоидный рост) (*Б*) и некоторые их варианты. *А*-1 и *А*-2 — колебания, выявляемые при экспоненциальном росте. *Б-1, Б-2* и *Б-3* — некоторые (но далеко не все) возможные варианты роста, когда имеется разрыв во времени между увеличением плотности организмов, вызванным появлением новых особей, и проявлением тормозящего влияния этого увеличения плотности на рост популяции (такой рост характерен для высших растений и животных). Если питательные вещества и другие факторы накоплены до начала роста популяции, то может произойти «овершут», как показывают кривые *А-2* и *Б-2* (этим объясняется, почему новые пруды и озера часто богаче рыбой, чем старые!). (Из Nicholson, 1954.)

Уравнение, приведенное выше для описания J-образного роста, представляет собой то же самое экспоненциальное уравнение, которое было рассмотрено в разд. 3, с той лишь разницей, что на величину N налагается ограничение. Относительно свободный рост внезапно прекращается, как только популяция исчерпывает какой-либо ресурс (пищу или пространство, когда наступают внезапные заморозки или вмешивается другой сезонный фактор или когда внезапно заканчивается сезон размножения (возможно, например, из-за наступления диапаузы, как описано в гл. 5.

стр. 267). По достижении верхнего предела для N плотность может некоторое время оставаться на этом уровне либо сразу же резко падает, что приводит к релаксационно-колебательному характеру изменений плотности, показанному на рис. 6.10, *А*-1 и *А*-2. Такое изменение численности, названное Никольсоном (Nicholson, 1954) «триггерным», свойственно, по-видимому, многим природным популяциям, в частности одноклеточным планктонным водорослям во время «цветения», однолетним растениям, некоторым насекомым и, быть может, леммингам в тундре.

Другой, также нередко наблюдаемый тип роста может быть выражен в арифметическом масштабе по отношению к времени S-образной, или сигмоидной, кривой. Характерная форма кривой обусловлена постепенным усилением — по мере нарастания плотности популяции — действия неблагоприятных факторов (сопротивления среды). В этом отношении такой тип роста является прямой противоположностью ранее рассмотренному, при котором популяция начинает испытывать сопротивление среды почти в конце своего роста. По этой причине Никольсон (Nicholson, 1954), говоря о сигмоидном росте, назвал его «обусловленным плотностью». В простейшем случае усиление действия сдерживающих факторов прямо пропорционально плотности. Такой тип роста называют логистическим [1], и он соответствует логистическому уравнению, которое характеризует сигмоидный рост.

Логистическое уравнение можно записать несколькими способами; три из них вместе с интегральной формой таковы:

$$\frac{dN}{dt} = rN\frac{(K-N)}{K}, \text{ или}$$

$$= rN - \frac{r}{K}N^2, \text{или}$$

$$= rN\left(1 - \frac{N}{K}\right);$$

$$N = \frac{K}{1 + e^{a-rt}},$$

где dN/dt — скорость роста популяции (изменение численности во времени); r — удельная, или внутренняя, скорость роста (обсуждалась в разд. 3); N — величина популяции (численность); K — максимально возможная величина популяции, или верхняя асимптота; e — основание натуральных логарифмов и a — постоянная интегрирования, определяющая положение кривой относи-

[1] Логистическое уравнение было впервые предложено Ферхюльстом (P. F. Verhulst) в 1838 г.; им широко пользовался Лотка, а затем его «переоткрыли» Пирл и Рид (Pearl, Reed, 1930).

тельно начала координат. Она численно равна $(K-N)/N$ при $t=0$.

Это уравнение отличается от экспоненциального уравнения, приведенного в предыдущем разделе, лишь тем, что оно содержит величину $(K-N)/K$, $(r/K)N^2$ или $(1-N/K)$. Эти три величины соответствуют трем способам обозначения сопротивления среды, которое порождается вследствие роста самой популяции и по мере того, как величина популяции приближается к емкости среды, вызывает все большее уменьшение потенциальной скорости размножения. В словесной форме эти уравнения означают следующее:

[Скорость роста популяции]	равна	[Максимальной возможной скорости прироста (неограниченной удельной скорости роста), умноженной на численность популяции]	умноженной на	[Степень реализации максимальной скорости]
			или минус	[Нереализованный прирост]

В общем, эта простая модель выводится из трех компонент: константы скорости (r), меры величины популяции (N) и меры того, какая часть доступных лимитирующих факторов не используется популяцией $(1-N/K)$.

Логистическое уравнение можно записать также в форме, характеризующей скорость прироста на одно поколение, R:

$$\frac{dN}{dt}=N\ln R\left(\frac{K-N}{K}\right).$$

Хотя рост многих популяций микроорганизмов, растений и животных как в лабораторных, так и природных условиях может быть описан сигмоидной кривой, это вовсе не означает, что такие популяции растут согласно логистическому уравнению. Существует много математических уравнений, решение которых можно представить графически в форме сигмоидных кривых. Почти любое уравнение, в котором увеличение отрицательного воздействия находится в какой-то зависимости от плотности, дает сигмоидную кривую. Как отметил Вигерт (Wiegert, 1974), логистическая кривая представляет собой своего рода минимальный сигмоидный рост, поскольку лимитирующие эффекты и пространства, и ресурсов сказываются с самого начала роста (т. е. максимальная удельная скорость роста достигается только при нулевой плотности). В большинстве случаев менее ограниченный рост ожидается в начальной фазе, а затем по мере увеличения плотности скорость роста медленно понижается. Рис. 6.11 иллюстрирует представле-

ние о том, что логистическая кривая отражает наиболее медленный, а экспоненциальная кривая — наиболее быстрый тип роста. Следует ожидать, что рост большинства популяций занимает промежуточное положение.

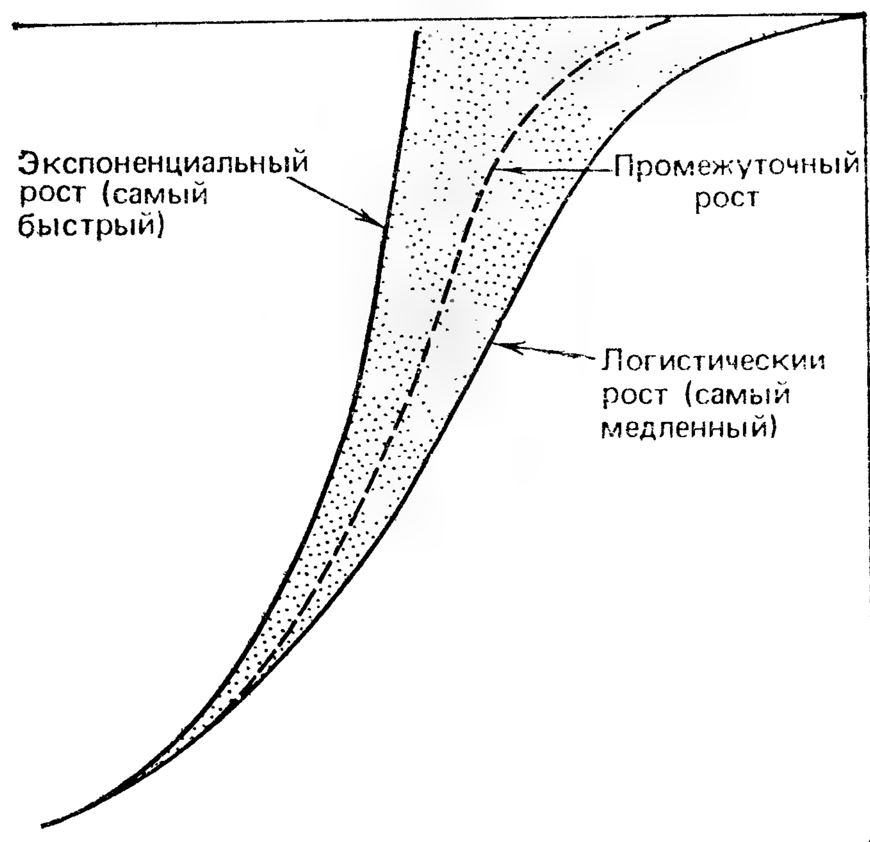


Рис. 6.11. Кривые, показывающие теоретически самое быстрое (экспоненциальное) и самое медленное (логистическое) увеличение численности популяции. Максимальные скорости роста и минимальные плотности одинаковы. Между кривыми находится область (заштрихована), соответствующая росту большинства популяций. (По Wiegert, 1974.)

В популяциях высших растений и животных, имеющих сложные жизненные циклы и длительный период индивидуального развития, наблюдается несовпадение во времени увеличения плотности и воздействия лимитирующих факторов. Говоря словами Никольсона (Nicholson, 1954), этот тип роста можно назвать «обусловленным плотностью с запаздыванием». В таких случаях получается более вогнутая кривая роста (необходимо больше времени, чтобы проявился эффект рождаемости), популяция почти всегда «перепрыгивает» верхнюю асимптоту и испытывает колебания численности, прежде чем стабилизироваться на уровне емкости среды (см. рис. 6.10, кривая *Б*-2). Для того чтобы учесть два типа временных задержек: 1) время до начала прироста при благоприятных условиях и 2) время, нужное для того, чтобы в неблагоприятных условиях перенаселения начали изменяться рождаемость и смертность, было предложено большое число модифицированных логистических уравнений. Обозначив эти задержки соответственно как $t-t_1$ и $t-t_2$, получаем

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN_{(t-t_1)}\frac{K-N_{(t-t_2)}}{K}.$$

При исследовании этого варианта уравнения на аналоговом устройстве или мини-ЭВМ получается, что плотность возрастает с овершутом («перепрыгивает» асимптоту) и колеблется с уменьшающейся во времени амплитудой, как показано на рис. 6.10, кривая *Б*-2.

Обозначения dt (мгновенное время) и Δt (дискретный интервал времени), использовавшиеся в разделах 2, 3 и 4, отражают два распространенных математических подхода при моделировании популяций и экосистем: один из них основан на применении систем дифференциальных уравнений, а другой — систем разностных уравнений. Дифференциальные уравнения более удобны в чисто математическом плане, вероятно, поэтому им уделяется столько внимания в учебных курсах вычислительной математики. В то же время разностные уравнения лучше соответствуют способу получения исходных данных (в дискретные интервалы времени) и структурам кривых роста популяций у видов с дискретными поколениями. Для сравнения повторим дифференциальные уравнения J- и S-образных кривых роста популяций и запишем для каждого случая соответствующее разностное уравнение. Дифференциальное уравнение непрерывного экспоненциального роста имеет вид

$$dN/dt = rN, \qquad (1)$$

а разностное уравнение дискретного экспоненциального роста

$$N_{t+1} = \lambda N_t(r), \text{ или} \qquad (2)$$

$$N_{t+1} = e^r N_t, \qquad (3)$$

где N_{t+1} — изменение за данный временной интервал; λ — мультипликативный коэффициент роста на поколение или на какой-то другой выделенный период (это есть конечная скорость роста, введенная в разделе 3, с. 29, она аналогична r, внутренней скорости роста). $r = \ln\lambda$, так что $\lambda = e^r$, что и отражает замена λ в уравнении (3). При росте численности популяции λ должна быть больше 1, а r больше 0, в противном случае численность популяции экспоненциально уменьшается и в конце концов она вымирает.

Дифференциальное уравнение для логистического (зависимого от плотности или сигмоидного роста) имеет вид

$$dN/dt = rN(1 - N/K), \qquad (4)$$

а разностное уравнение для зависимого от плотности роста —

$$N_{t+1} = N_t e^{r(1-N/K)} \qquad (5)$$

В качестве аналогов уравнений логистического и других типов зависимого от плотности роста было предложено несколько типов разностных уравнений (см. May, 1976; May и Oster, 1976). Примечательно, что разностные уравнения можно использовать в том виде, в каком они есть, не интегрируя их как дифференциальные уравнения. Сравните

уравнение (5) с интегральной формой логистического уравнения на с. 33.

Выбор подхода зависит от того, что интересует в данной задаче: характер изменения некоторой величины или скорость ее изменения. В последнем случае лучше использовать дифференциальные уравнения.

Почти все математические модели роста популяций сильно уязвимы вследствие того, что они оперируют в закрытых системах, не имеющих входа и выхода. Моделируется только само перенаселение и другие внутренние факторы. Как не раз обсуждалось в гл. 2 и 3, реальный мир состоит из открытых систем, в которых большую роль играют среда на входе и среда на выходе (см. рис. 2.1). Эта ошибка особенно заметна при моделировании или предсказаниях характера роста популяций человека. Эдвард Диви (Deevey, 1958) много лет назад отметил, что при отсутствии «внешнего» управления, такого, как систематическое планирование семьи, рост народонаселения должен был бы, скорее всего, следовать некоей кривой с овершутом и колебаниями, поскольку механизмы ограничения перенаселения срабатывают с временными задержками. По-видимому, быстро растущие города, зависящие от мощных внешних источников энергии, поступления пищи, воды и общих ресурсов жизнеобеспечения, особенно подвержены в разной степени чередованию взлетов и кризисов: это определяется факторами на входе и тем, насколько отдельные граждане и правительственные органы могут предвидеть грядущие условия и осуществлять соответствующее планирование. Так, на ранних стадиях роста города, когда экологические условия благоприятны (пространство и ресурсы доступны и недороги) и когда потребность в обслуживании (вода, переработка отходов, улицы, школы и т. д.) мала, численность населения растет быстро (при этом часто главным образом за счет иммиграции), что отвечает J-образной кривой роста. Но спустя некоторое время (до срабатывания временной задержки) школы и жилой фонд оказываются перегруженными, увеличиваются потребности в обслуживании, наблюдается рост цен и становятся ощутимыми общие нарушения в масштабах всего хозяйства. В отсутствие отрицательной обратной связи, такой, какая встроена в простую логистическую зависимость или какую можно включить в рациональное планирование, города будут расти слишком быстро, что неблагоприятно скажется на их состоянии и приведет к упадку.

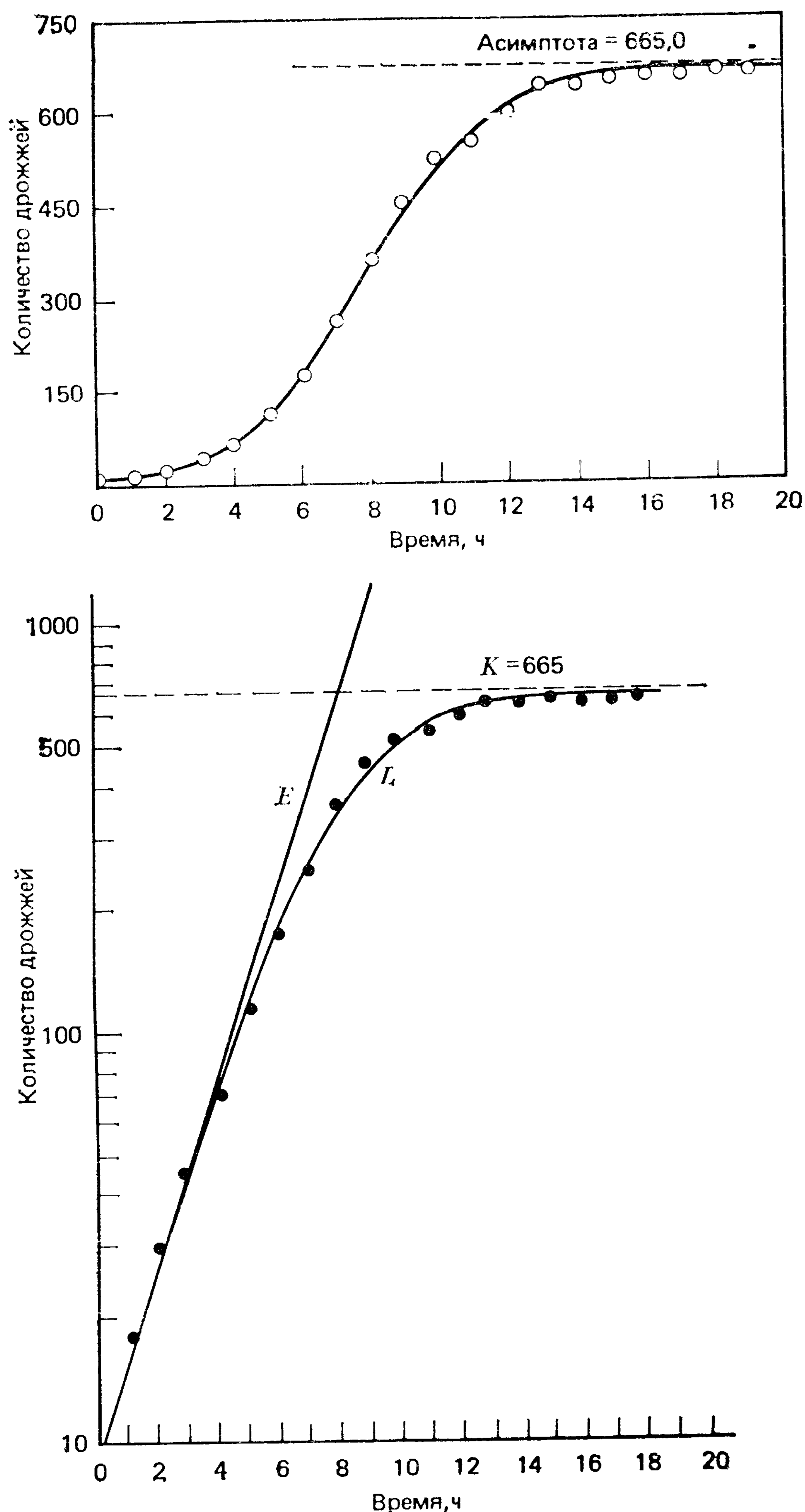


Рис. 6.12. Рост дрожжей в культуре. Простейший случай сигмоидного роста, при котором сопротивление среды (в этом случае вредные факторы обусловлены жизнедеятельностью самих организмов) прямо пропорционально плотности. Светлые кружки — наблюдаемые величины, сплошные линии — кривые, построенные по уравнениям. На верхнем графике рост дрожжей представлен в линейном масштабе и точки ложатся на логистическую кривую. На нижнем графике те же данные представлены в логарифмическом (L) масштабе; приведена также экспоненциальная кривая (E), показывающая, каким был бы рост при отсутствии самоограничивающих влияний. (Нижний график — по данным Pearl, 1927, верхний — из Allee et al., 1949.)

Примеры

На рис. 6.12 показана простейшая сигмоидная кривая, а на рис. 6.13 — J-образные кривые. Рис. 6.13 показывает, что чис-

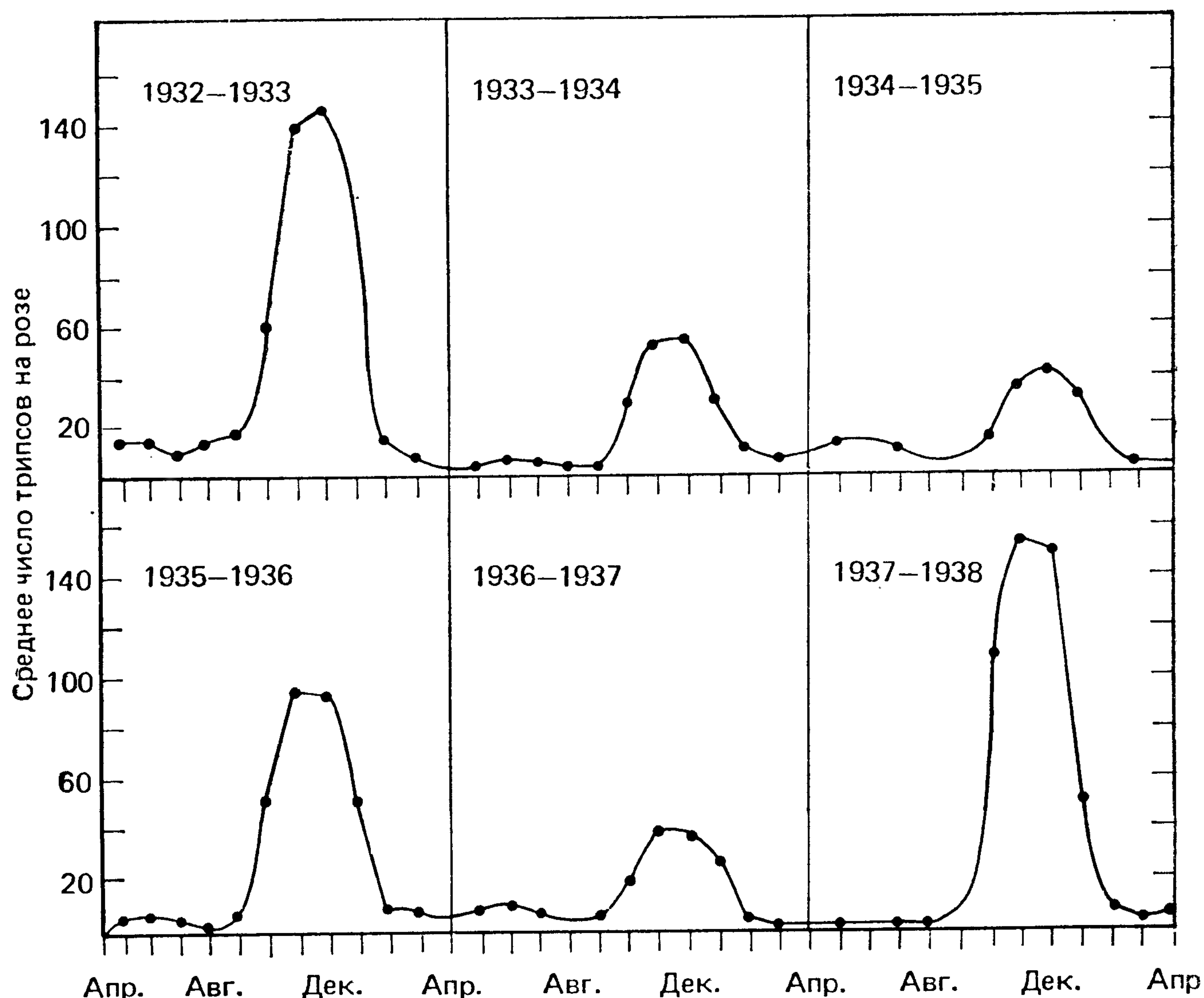


Рис. 6.13. Сезонные изменения численности популяции взрослых трипсов на розах. (График построен по данным из работы Davidson, Andrewartha, 1948.)

ленность трипсов (мелкие насекомые) в благоприятные годы быстро увеличивается, вплоть до конца сезона, после чего их плотность так же быстро снижается. В менее благоприятные годы кривая роста больше похожа на сигмоидную. В общем, J-образную кривую можно рассматривать как неполную сигмоидную кривую, просто лимитирующие факторы среды в этом случае начинают ограничивать рождаемость еще до того, как существенную роль начнут играть внутренние факторы ограничения численности.

На рис. 6.12 представлены графики роста дрожжей в арифметическом (вверху) и в полулогарифмическом (внизу) масштабах, соответствующие логистическому уравнению. Обратите внимание на то, что на полулогарифмическом графике кривая больше похожа на перевернутую букву J, чем на букву S. На нижнем графике проведена также экспоненциальная кривая (E), показывающая, каким мог бы быть рост, не ограниченный размерами культивационного сосуда и плотностью популяции. Эти уравне-

ния представляют собой уже описанные интегральные формы логистического и экспоненциального (с J-образной кривой) уравнений, в которые подставлены реальные значения величин K, a и r. Фактический (наблюдаемый в опыте) рост дрожжей хорошо соответствует логистическому росту, что свидетельствует о раннем проявлении эффекта скученности и его линейной связи с плотностью. Площадь между двумя кривыми на нижнем графике можно принять за количественную меру сопротивления среды. Преимущество полулогарифмического построения заключается в том, что по любому отклонению от прямой линии можно судить об изменении скорости роста популяции (dN/dt). Чем больше изгиб кривой, тем значительнее изменение.

Хотя простой логистический рост, вероятно, характерен лишь для мелких организмов или для организмов с простыми жизненными циклами, S-образные кривые роста наблюдаются и у крупных организмов, когда они интродуцируются на незанятые прежде острова. Пример этому — рост поголовья овец на о. Тасмания (Davidson, 1938) или рост популяции фазанов, интродуцированных на один из островов в Пьюджет-Саунд, шт. Вашингтон (Einarsen, 1945).

Вернемся вновь к не один раз упомянутой в этой книге теме: открытым системам. Расселение — перемещение организмов или их подвижных стадий (семян, спор, личинок и т. п.) на территорию, уже занятую популяцией, или с этой территории — наряду с рождаемостью и смертностью определяет характер роста популяции. *Эмиграция* — выселение с занимаемой территории — аналогична смертности; *иммиграция* — аналогична рождаемости. *Миграция* — периодические уход и возвращение на данную территорию — в разные сезоны влияет на характер кривой роста то как рождаемость, то как смертность. Расселение в большой степени зависит от различных преград и врожденной способности к перемещениям, или подвижности, взрослых особей или стадий их расселения. И, конечно, расселение — это средство колонизации новых или освободившихся пространств. Расселение мелких организмов и пассивных стадий обычно подчиняется экспоненциальной зависимости: в местах, удаленных от места расселения на кратные расстояния, плотность снижается на постоянную величину. Расселение крупных активных животных носит иной характер; оно может закончиться на некотором заданном расстоянии, может иметь форму нормального распределения или принимать другие формы. В исследовании Стюарта (Stewart, 1952), выполненном на окольцованных сипухах, дан хороший пример сочетания случайного расселения с тенденцией миграции к югу. В пределах 100 миль расселение было ненаправленным (т. е. вероятность встретить окольцованную птицу была примерно одинаковой в любой точке и в любом направлении), но за пределами

этого расстояния птицы имели явную тенденцию расселяться к югу. Общие обзоры о характере и закономерностях расселения см. в работах Wolfenbarger, 1946, и MacArthur, Wilson, 1967.

5. Флуктуации численности популяций и «циклические» колебания

Определения

Когда популяция завершает рост и $\Delta N/\Delta t$ в среднем за длительное время становится равным нулю, плотность ее проявляет тенденцию к флуктуациям относительно стационарного уровня, даже если в популяции работают разного рода механизмы обратной связи. Часто флуктуации бывают обусловлены сезонными или годовыми изменениями доступности ресурсов или же могут быть стохастическими (случайными). Однако у некоторых популяций флуктуации столь регулярны, что их можно рассматривать как «циклические».

Объяснения

Для природных популяций важно различать: 1) сезонные изменения численности, которые регулируются преимущественно адаптациями жизненного цикла, сопряженными с сезонными изменениями факторов среды, и 2) годичные флуктуации. В аналитических целях удобно рассматривать две группы годичных флуктуаций: а) флуктуации, контролируемые в первую очередь годичными различиями внешних факторов (факторы, такие, как температура и осадки, лежащие вне сферы популяционных взаимодействий), и б) флуктуации, связанные прежде всего с самой динамикой популяции (биотическими факторами, такими, как доступная пища или энергия, болезни и т. п.). Во многих случаях представляется, что изменения численности из года в год хорошо коррелируют с вариациями одного или нескольких внешних лимитирующих факторов; однако у некоторых видов изменения численности столь регулярны и, по-видимому, не зависят от очевидных внешних причин, что к этим изменениям вполне применим термин «циклы». (Виды с такими регулярными изменениями величины популяции часто называют «циклическими».) Теории, которые были предложены для объяснения этих циклов, будут рассмотрены после соответствующих примеров.

В предыдущих главах не раз подчеркивалось, что популяции модифицируют окружающую их среду и компенсируют нарушения, вызванные внешними физическими факторами. Таким образом, чем более высокоорганизованно и зрело сообщество и чем

стабильнее физическая среда, или чем лучше совпадают оба эти условия, тем меньше должна быть амплитуда флуктуаций плотности популяции во времени.

Примеры

Всем нам знакомы сезонные изменения величины популяции. Тучи москитов и комаров, леса, полные птиц, поля, заросшие амброзией, — все это бывает в свое время, в другие сезоны популяции этих организмов могут сходить практически на нет. Хотя в природе трудно найти популяции животных, микроорганизмов и травянистых растений, численность которых не изменялась бы по сезонам, наиболее выражены эти флуктуации у организмов с ограниченным периодом размножения, особенно у организмов с коротким жизненным циклом или со значительными сезонными различиями расселения в пространстве (например, у мигрирующих животных). На рис. 6.13, как уже упоминалось, показана не только J-образная кривая роста, но и сезонные и годичные флуктуации, выявленные в результате многолетних систематических исследований. Изменения такого рода, по-видимому, типичны для большинства насекомых, большинства однолетних растений и «однолетних» животных. Сезонные циклы планктонных популяций интенсивно изучались и моделировались как в пресных водах, так и в океане (один пример был описан в гл. 5, рис. 5.2).

Пример довольно нерегулярного изменения величины популяции, коррелирующего, видимо, с погодными условиями, показан на рис. 6.14. На протяжении многих лет популяция цапель в двух местностях в Великобритании оставалась относительно постоянной. Очевидно, местные условиях обеспечивали достаточно устойчивую несущую емкость среды для цапель. Однако в годы, следовавшие после лет с суровыми зимами (указаны на рис. 6.14 вверху), происходило резкое снижение плотности с последующим ее восстановлением. Синхронность изменений плотности в обеих местностях свидетельствует о том, что их причина — увеличение смертности в зимнее время. Всегда проводить исследование, не ограничиваясь только одним районом, — вот хорошее правило для полевого эколога! Популяции птиц оказались одними из наиболее хорошо изученных, поэтому именно результаты этих исследований внесли большой вклад в популяционную теорию. Обзор работ по исследованиям популяций птиц принадлежит Лэку (Lack, 1966).

К наиболее известным примерам «циклических» колебаний можно отнести колебания численности у некоторых видов северных млекопитающих и птиц, у которых наблюдаются либо 9—10-, либо 3—4-летние циклы. Классическим примером 9—10-летних

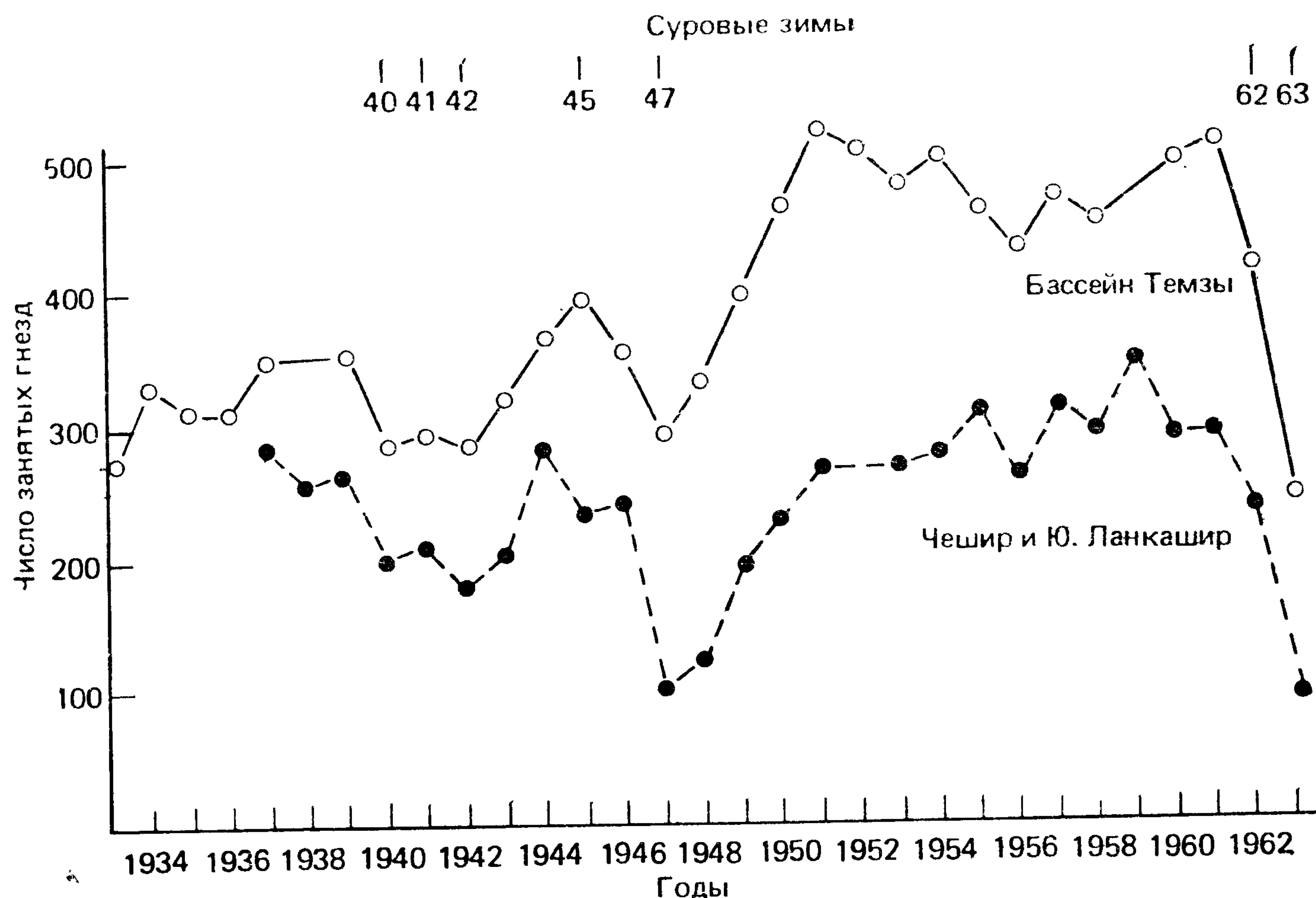


Рис. 6.14. **Изменения численности цапли *Ardea cinerea* в двух местностях в Великобритании в период с 1933 по 1963 гг. Показана зависимость между холодными зимами и снижением численности. (Из Lack, 1966.)**

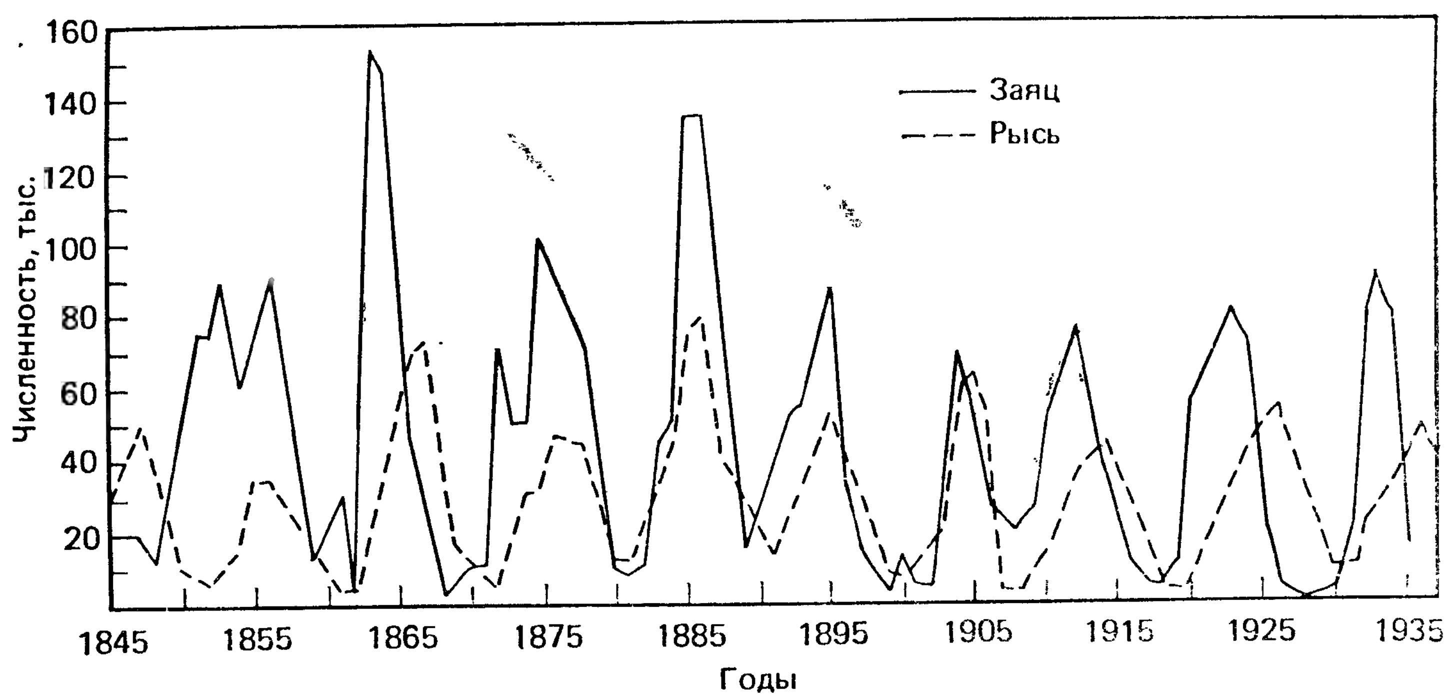


Рис. 6.15. Изменения численности рыси и зайца-беляка, регистрируемые по числу шкурок, заготовленных Компанией Гудзонова залива. Это классический пример циклических колебаний плотности популяций. (Рисунок из работы MacLulich, 1937.)

колебаний служит изменение численности зайца-беляка и рыси (рис. 6.15). Канадская Компания Гудзонова залива располагает начиная примерно с 1800 года ежегодными отчетами о заготовке пушнины. Если представить эти данные графически, то оказывается, что, например, у рыси пики численности популяции за весь этот длительный период повторяются каждые 9—10 лет, в среднем через 9,6 года. Пики численности часто сменяются резкими спадами, когда рысь в течение нескольких лет встречается крайне



Рис. 6.16. Заяц-беляк, знаменитый в истории экологии в связи с резко выраженными колебаниями численности (см. рис. 6.15). Показано животное в белом зимнем наряде. Было выявлено, что смена коричневого летнего наряда на белый зимний контролируется длительностью фотопериода. (Фотография службы охраны почв США.)

редко. У зайца-беляка наблюдаются такие же циклы, но пики его численности, как правило, на год или более предшествуют пикам рыси. Поскольку рысь в большой степени зависит от зайца, служащего ей пищей, очевидно, что цикл хищника связан с циклом жертвы. Но эти два цикла связаны не строгими причинно-следственными взаимодействиями хищник—жертва, так как циклы численности зайца отмечаются и в тех местах, где рысь не водится. Более короткие 3—4-летние циклы характерны для многих

северных мышевидных грызунов (леммингов, мышей, полевок) и их хищников (особенно полярной совы и песцов). Цикл лемминга в тундре и циклы песца и полярной совы впервые на фактическом материале показал Элтон (Elton, 1942). Каждые три или четыре года на огромных пространствах тундры двух континентов численность леммингов (два вида рода *Lemmus* в Евразии и один в Северной Америке и еще один вид рода *Dicrostonyx* в Северной Америке) катастрофически возрастает, вслед за чем, часто за один сезон, резко падает. Численность песцов и сов, увеличивавшаяся по мере увеличения количества пищи, также очень скоро снижается. Совы при этом в поисках пищи могут мигрировать на юг в США (иногда достигая шт. Джорджия). Эта взрывная миграция избытка птиц происходит, по-видимому, в одном направлении; если обратный перелет и совершается, то лишь единичными особями. Таким образом, популяция сов резко уменьшается в результате миграции. Эти колебания так регулярны, что орнитологи в США могут точно предсказать нашествие полярных сов каждые три или четыре года. Поскольку эти птицы хорошо заметны и появляются повсюду вокруг городов, они привлекают к себе большое внимание: их фотографии появляются в газетах, чучела — в местных магазинах. В периоды между нашествиями ни в США, ни на юге Канады полярная сова не встречается или очень редка. Гросс (Gross, 1947) и Шелфорд (Shelford, 1943) проанализировали данные о нашествии сов и показали, что они коррелируют с периодическими уменьшениями числа леммингов — основной пищи сов.

В Европе (но, по-видимому, не в Северной Америке) лемминги порой достигают такой высокой плотности, что начинают мигрировать из своих перенаселенных местообитаний. Элтон (Elton, 1942) живо описал знаменитую миграцию леммингов в Норвегии. Животные проходили через деревни в таком количестве, что кошки и собаки, которые вначале нападали на них, просто переставали обращать внимание на орды грызунов. Достигнув моря, многие лемминги тонули. Движение леммингов, подобно движению сов, при взрывном возрастании их численности происходит в одном направлении. Такие впечатляющие миграции происходят не при каждом четырехлетнем пике плотности, а только в годы исключительно высоких плотностей. Часто сокращение численности популяции происходит без переселения животных из тундры или с гор.

Кребс и Мейерс (Krebs, Meyers, 1974) подготовили обзор популяционных циклов у мелких млекопитающих, а Файнерти (Finerty, 1980) применил некоторые новые статистические подходы, пытаясь ответить на вопрос: «Существуют ли циклы?» Ответ гласит «да» для одних видов и ситуаций и «нет» для других.

На рис. 6.17 приведены два примера многолетней регистрации значительных колебаний численности листогрызущих насекомых в европейских лесах. Такие хорошо выраженные циклы отмечались преимущественно в северных лесах, особенно в чистых хвойных древостоях. Плотность может меняться больше чем на пять

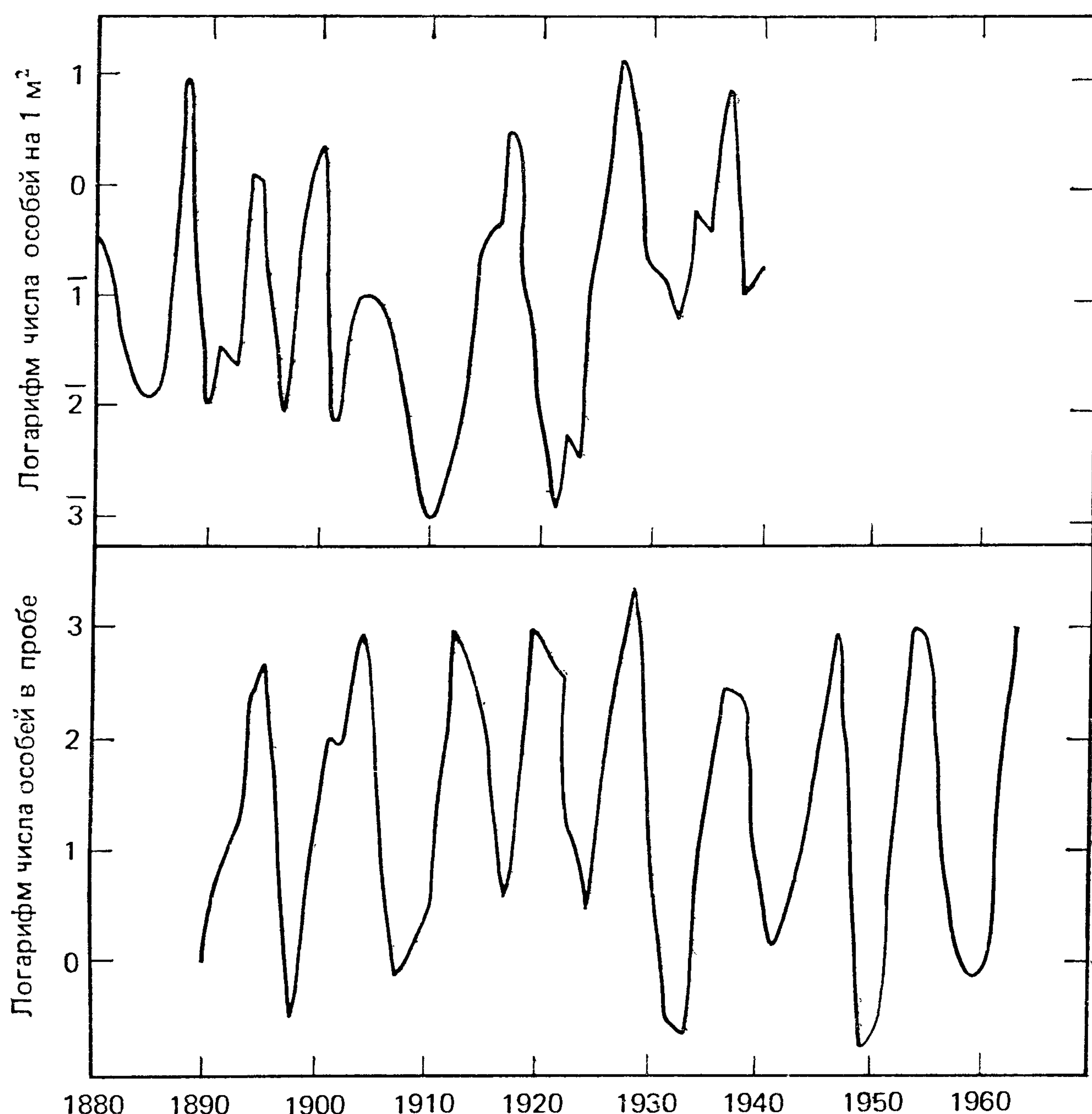


Рис. 6.17. Колебания численности двух видов бабочек, личинки которых питаются хвоей. *Вверху* — сосновая пяденица *Bupalus* в сосновом бору близ Литцлингена, Германия. В этом лесу поддерживается чистое сосновое насаждение. (Varley, 1949). *Внизу* — лиственничная листовертка *Zeiraphera griseana* в лиственничном лесу долины Энгадин, Швейцария.

порядков (логарифмы циклов), от менее чем одной до более чем 10 000 особей на 1000 м² (верхний график на рис. 6.17). Легко представить, что 10 000 потенциальных бабочек сосновой пяденицы на каждые 1000 м², способных дать несколько поколений за сезон, более чем достаточно для появления такого числа гусениц, чтобы уничтожить всю хвою и даже погубить деревья, как это часто и случается. Циклы у этих насекомых не так регулярны, как у зайца-беляка, и повторяются примерно через 4—10 лет (в двух приведенных примерах пики численности повторялись через 7,8 и 8,8 года). У разных видов циклы не синхронны.

Хорошо известные примеры сходной периодичности — циклические вспышки численности еловой листовертки-почкоеда и ко-

конопряда в северных районах Северной Америки. Исследования по коконопряду провел Веллингтон (Wellington, 1957, 1960), а по листовертке-почкоеду — Мак-Дональд (MacDonald, 1975) и Холлинг с сотрудниками (Ludwig et al., 1978; Clark et al., 1979; Holling, 1980). Считается, что чередование «сильных» и «слабых» физиологических рас у коконопряда (*Malacosoma*) имеет генетическую основу. На подъеме цикла гусеницы строят удлиненную паутину, особи активно питаются и перемещаются в ветвях на большие расстояния. В пике численности гусеницы становятся неактивными, строят более компактную паутину, едят меньше и оказываются более восприимчивыми к болезням. Таким образом, в популяции развился ограничительный контролирующий механизм, благодаря которому предотвращается повторяющаяся дефолиация деревьев и достигается длительное сосуществование насекомых и их растений-хозяев.

Можно с уверенностью сказать, что циклы листовертки-почкоеда представляют собой явления на экосистемном уровне, поскольку эволюция насекомых-листоедов, их паразитов и хищников, а также хвойных деревьев (ели и бальзамической пихты, которые часто растут в чистых насаждениях) строго сопряжена или протекает совместно. По мере возрастания биомассы деревьев в лесу наиболее крупные и старые деревья становятся восприимчивыми к гусеницам листовертки-почкоеда, и многие из этих деревьев погибают от повторяющейся дефолиации. Отмирание и разложение древесины, фекалий и остатков насекомых возвращает в лесную почву питательные вещества. Менее чувствительные к нападению насекомых молодые деревья избавляются от затенения и быстро растут, за несколько лет заполняя полог. Тем временем паразиты и птицы, питающиеся насекомыми, совместными усилиями снижают экологическую плотность листовертки-почкоеда. Если рассматривать существование хвойных лесов на больших промежутках времени, то очевидно, что листовертка-почкоед, периодически омолаживая экосистему хвойного леса, представляет собой неотъемлемую часть этой целостной системы, а не являет собой катастрофу, как могло бы показаться всякому, кто видит только мертвые и умирающие деревья в пике цикла. Действительно, Питермен (Peterman, 1978), изучив роль короедов в полегании жердняка в горных лесах, пришел к заключению, что благодаря деятельности жуков, которые изреживают загущенный древостой, малопригодный для лесозаготовок, обитания в нем животных и отдыха, создаются более ценные для человека леса. Пожалуй, Питермен заставляет нас рассматривать этих жуков как одно из средств ведения хозяйства, а не как вредителей леса. По его мнению, в изолированных лесах следовало бы допускать периодические вспышки численности жуков. Такой взгляд, естественно, противоречит традиционным представлениям о мерах борь-

бы с вредителями, поскольку эти меры предусматривают контроль численности насекомых только в периоды, когда их становится слишком много и они способны полностью уничтожить деревья. Другая стратегия может заключаться просто в том, чтобы использовать в хозяйстве старые рослые деревья, прежде чем их истребят жуки или листоеды. Сейчас такая стратегия входит в практику, поскольку созданы модели, на основе которых можно предсказать время вероятной вспышки численности насекомых. Периодические бури выполняют функцию, подобную той, что выполняют насекомые: вываливая старые деревья и разрежая загущенные древостои горного леса, бури создают пятнистость в размещении молодых и более старых лесов, которые постоянно смещаются по склону (см. гл. 8, рис. 8.3).

Во всех описанных до сих пор случаях взаимодействующие популяции животных и растений длительное время эволюционировали совместно и, таким образом, выработали стратегии не только для выживания, но и для взаимной выгоды.

Пожалуй, наиболее известные примеры колебаний численности у насекомых — ее циклы у саранчовых. Сведения о нашествиях странствующей саранчи (*Locusta migratoria*) в Евразии восходят к далекой древности (Carpenter, 1940a). Саранча живет в пустынях и полуаридных зонах и на протяжении многих лет не совершает миграций, не пожирает посевов и не привлекает к себе внимания. Однако время от времени плотность популяции саранчи достигает чудовищных размеров. Под влиянием скученности насекомые претерпевают морфологические изменения[1] (например, у них развиваются более длинные крылья) и начинают мигрировать в земледельческие районы, съедая все на своем пути. Уваров (Uvarov, 1957) отметил, что такая практика возделывания земель, как севообороты и перевыпас скота, не уменьшают, а увеличивают вероятность вспышки, потому что мозаичное чередование растительности и обнаженной земли (куда саранча откладывает яйца) благоприятствует экспоненциальному росту численности популяции. По-видимому, мы имеем здесь дело с популяционным взрывом, обусловленным и нестабильностью окружающей среды, и простотой условий. Вероятно, как и у леммингов, не каждый популяционный максимум сопровождается эмиграцией, поэтому частота повторения этих бедствий не обязательно отражает точную периодичность колебаний плотности. И даже при этом за период между 1695 и 1895 гг. вспышки численности регистрировались по крайней мере каждые 40 лет. Более современный исторический обзор, посвященный подъемам и

[1] Одиночные и мигрирующие формы обнаружены у нескольких видов саранчи; их часто описывали как разные виды, пока не были установлены их истинные взаимоотношения.

спадам численности пустынной саранчи, принадлежит Валову (Waloff, 1966).

Известен интересный пример колебаний численности типа хищник — жертва с участием и животных, и растений. Продукция семян у хвойных часто циклична, и соответствующие колебания часто наблюдаются у зерноядных птиц и других животных.

Регулярные циклы численности, такие, как у рыси и зайца или у леммингов, представляются парадоксальными и загадочными: ведь в природе изменения часто далеко не столь регулярны. Эти циклы имеют две поразительные особенности: 1) сильнее всего они выражены в менее сложных экосистемах северных районов, как явствует из приведенных примеров; и 2) хотя пики численности могут одновременно отмечаться на обширных пространствах, у одного вида, обитающего в разных районах, ее пики отнюдь не всегда совпадают по времени. Теории, выдвинутые для объяснения этих регулярных циклов, относятся ко всем уровням иерархической организации, и их можно подразделить на: 1) метеорологические теории; 2) теории случайных флуктуаций; 3) теории взаимодействия популяций и 4) теории взаимодействия трофических уровней. Ниже будут даны краткие характеристики каждой из этих теорий.

Все попытки связать регулярные колебания численности с климатическими факторами остаются пока безуспешными, несмотря на то, что синхронность и четкая выраженность этих колебаний в северных районах, казалось бы, свидетельствуют о периодических событиях за пределами локальной экосистемы. Одно время полагали, что циклы численности рыси и другие 10-летние циклы объясняются цикличностью появления солнечных пятен, с которым связаны основные изменения погоды. Однако, Мак-Лалич (MacLulich, 1937) и другие показали, что на самом деле корреляция здесь отсутствует. До сих пор не выявлено широкораспространенной климатической периодичности с 3—4-летними интервалами.

Палмгрен (Palmgren, 1949) и Коул (Cole, 1951, 1954) высказали предположение, что колебания, кажущиеся нам регулярными, возможно, являются следствием случайных изменений комплекса биотических и абиотических условий среды, в которых обитает популяция. Если эта гипотеза верна, то ни один из факторов нельзя считать важнее остальных. Однако Кейт (Keith, 1963), проведя детальный статистический анализ циклов северных млекопитающих и птиц, пришел к выводу, что десятилетние циклы неслучайны, хотя доказать, что более короткие циклы не являются следствием случайных флуктуаций, все же трудно.

Если будет доказано, что случайные и иные климатические факторы не являются основной причиной резких колебаний численности, то вполне естественно искать причины этих колебаний

в самих популяциях («внутренние факторы»). Имеются некоторые данные, свидетельствующие о том, что, по-видимому, существуют какие-то механизмы, которые могут действовать сопряженно с изменениями погоды или других физических факторов.

Основываясь на медицинской теории стресса (общего адаптационного синдрома), созданной Гансом Селье (Hans Selye), Кристиан и его сотрудники (см. Christian, 1950, 1961, 1963; Christian, Davis, 1964) собрали многочисленные данные как для природных, так и для лабораторных популяций, показывающие, что у высших позвоночных в условиях перенаселенности происходит увеличение надпочечников. Это один из симптомов сдвига нейроэндокринного равновесия, который в свою очередь сказывается на поведении животных, их репродуктивном потенциале, устойчивости к болезням и другим видам стресса. Комплекс таких изменений часто бывает причиной резкого снижения плотности популяции. Например, зайцы-беляки в периоды пика численности часто внезапно погибают от «шоковой болезни», которая, как было показано, связана с увеличением надпочечников и другими признаками нарушения гормонального равновесия.

Читти (Chitty, 1960, 1967) высказал предположение, что различия в агрессивном поведении и выживаемости, наблюдающиеся в различные фазы цикла у полевок, обусловлены генетическими сдвигами — ситуация, сходная с той, которая отмечена у коконопряда. Таким образом, совершенно очевидно, что адаптационный синдром сглаживает колебания.

Теории четвертой группы основываются на представлении, согласно которому регуляция циклов численности осуществляется на экосистемном, а не на популяционном уровне. Разумеется, изменения, которые охватывают несколько порядков величин, должны распространяться не только на взаимодействия высших трофических уровней, например на взаимодействие хищник—жертва, но и на взаимодействия, характерные для первичного звена пищевой цепи, такого, как растения—травоядные. Примером служит описанная ранее гипотеза Холлинга, основанная на исследованиях листовертки-почкоеда. Другим примером служит предложенная для объяснения циклов численности полевок в тундре гипотеза «возврата биогенных элементов» (Schultz, 1964, 1969; Pitelka, 1964, 1973). Согласно этой гипотезе, подтвержденной данными изучения круговоротов биогенных элементов, в результате сильного выедания растительности леммингами в годы пика их численности в последующие годы происходит связывание и уменьшение доступности биогенных элементов (особенно фосфора), в результате чего питательная ценность пищи леммингов сильно снижается. В связи с этим рост и выживание молодых особей ограничиваются. На протяжении третьего и четвертого года биогенные элементы возвращаются в круговорот, растительный

покров восстанавливается, и экосистема опять может поддерживать высокую плотность леммингов.

Мы уделили столь большое внимание случаям резкого изменения численности не потому, что они так уж часто встречаются в природе, а потому, что при их исследовании выявляются функции и взаимодействия, вероятно, имеющие более общий характер, но не всегда с очевидностью проявляющиеся в тех популяциях, где плотность меняется менее резко. Проблема циклических колебаний в каждом конкретном случае может быть сведена к установлению того, определяются ли они в основном одним или несколькими факторами или же их причины столь многочисленны, что разобраться в них не представляется возможным, хотя и ясно, что общая структура взаимосвязей может быть понята на основе того, что Коул (Cole, 1957) назвал «вторичной простотой», имея в виду, что закономерностей здесь «не больше, чем встречается в последовательности случайных чисел». Первая ситуация, конечно, возможна в простых экосистемах, как экспериментальных, так и природных; последняя более вероятна для сложных экосистем.

Рассмотрев несколько интересных конкретных случаев, перейдем к анализу более общей проблемы регуляции численности популяций.

6. Независимая и зависимая от плотности регуляция численности популяций

Определения

В экосистемах с низким уровнем разнообразия, подверженных воздействию физических стрессов или находящихся под влиянием других нерегулярных или непредсказуемых внешних факторов, размеры популяции обычно зависят от погоды, течений, лимитирующих химических факторов, загрязнения и т. п. В экосистемах с высоким уровнем разнообразия, функционирующих в благоприятной среде (вероятность периодического физического стресса, такого, как буря или пожар, низка), регуляция осуществляется, как правило, за счет биологических факторов; по крайней мере в известных пределах их плотность подвержена саморегуляции. Любой фактор — неважно лимитирующий или благоприятный (отрицательный или положительный) — может быть: 1) *независимым от плотности*, если его влияние не зависит от величины популяции, или 2) *зависимым от плотности*, если его влияние на популяцию есть функция плотности. Влияние факторов второй группы может быть прямым, т. е. оно обычно усиливается по мере приближения к верхнему пределу плотности, но оно может

подчиняться и обратной зависимости: с увеличением плотности влияние уменьшается. Факторы, влияние которых прямо зависит от плотности, действуют подобно регулятору числа оборотов двигателя (следовательно, их можно назвать «управляющими плотностью»); по этой причине их рассматривают как один из главных механизмов, предотвращающих перенаселение. Действие климатических факторов часто (но отнюдь не всегда) не зависит от плотности, тогда как действие биотических факторов (конкуренция, паразиты, патогенные организмы и т. д.) часто (но опять-таки не всегда) зависит от плотности.

Объяснения

Общая теория регуляции численности популяций логически вытекает из представления о биотическом потенциале, типах роста и колебаниях относительно уровня несущей емкости среды. Так, рост, соответствующий J-образной кривой, наблюдается тогда, когда независимые от плотности или внешние факторы вызывают замедление или остановку роста. Вместе с тем сигмоидный рост зависит от плотности, так как в данном случае рост популяции регулируется переуплотнением и другими внутренними факторами.

Поведение любой популяции, произвольно выбранной для изучения, зависит от типа экосистемы, частью которой эта популяция является. Противопоставление (как мы это делали) «физически контролируемых» и «биологически контролируемых» экосистем произвольно, и хотя в данном случае мы пользуемся чересчур упрощенной моделью, такой подход вполне оправдан, особенно в связи с тем, что человек на протяжении большей части промышленной революции замещает самоподдерживающиеся экосистемы монокультурами и подвергает их все более сильным стрессовым воздействиям; это требует от него значительных усилий для сохранения таких экосистем. По мере того как росла стоимость (в энергетическом и денежном выражении) физического и химического контроля, повышалась устойчивость возбудителей к пестицидам, а концентрации побочных продуктов токсичных химических веществ в пище, воде и воздухе становились все более опасными для здоровья, мы были вынуждены подвергнуть серьезному пересмотру наше отношение к биологическому контролю. Свидетельством этому служит все возрастающий интерес к новому подходу, названному «интегральным методом борьбы с вредителями», при котором основные усилия направлены на восстановление природного, зависимого от плотности контроля на экосистемном уровне в сельскохозяйственных и лесных экосистемах, как это было подробно описано в конце гл. 5.

В предыдущем разделе мы описали, как физиологические и генетические сдвиги или смены экотипов во времени могут смяг-

чать колебания и ускорить возврат плотности к более низкому уровню, после скачка за пределы насыщения емкости экосистемы. Остается, однако, вопрос о том, происходит ли в действительности эволюция саморегуляции на популяционном уровне, если естественный отбор действует на уровне особей. Винн-Эдвардс (Wynne-Edwards, 1962, 1965), чьи обзорные статьи и книги пользовались широкой популярностью, предложил два механизма стабилизации плотности в пределах ниже уровня насыщения: 1) *территориальное поведение*, представляющее собой форму внутривидовой конкуренции, которая ограничивает рост популяции посредством регулирования «землепользования» (более подробно это будет обсуждаться в разд. 9), и 2) *групповое поведение*, выражающееся, например, в «очередности клевания», «половом доминировании» и других формах поведения, повышающих приспособленность потомства, но уменьшающих его численность. Эти механизмы направлены на повышение качества среды обитания особи и уменьшение вероятности вымирания, которое могло бы произойти при чрезмерном увеличении численности и, как следствие этого, истощении доступного количества ресурсов. Значение этих социальных и поведенческих особенностей трудно проверить экспериментально; в настоящее время вопрос этот привлекает к себе усиленное внимание, о чем свидетельствует очень большая обзорная книга Коэна и др. (Cohen et al., 1980). Мы же обсудим это далее, в гл. 8, разд. 5 и 6.

Итак, независимые от плотности факторы среды вызывают подчас драматические изменения плотности популяции и смещение уровня верхней асимптоты или уровня несущей емкости. В то же время зависимые от плотности рождаемость и смертность удерживают популяцию в стационарном состоянии или ускоряют возврат в это состояние. Независимые от плотности факторы среды играют большую роль в регуляции экосистем, подвергающихся сильному внешнему стрессовому воздействию, тогда как зависимые от плотности факторы приобретают большее значение, когда влияние этих стрессовых воздействий уменьшается. Как во всякой отрегулированной кибернетической системе, дополнительная регуляция по принципу обратной связи обеспечивается взаимодействием (как фенотипическим, так и генотипическим) между популяциями разных видов, которые связаны друг с другом в пищевые цепи, или другими существенными экологическими взаимоотношениями.

Примеры

Сильные бури, внезапные падения температуры и другие резкие изменения физических факторов — наиболее характерные примеры независимых от плотности воздействий. Изучая в течение трех

Нередко наблюдается явная корреляция между теорией и той средой, которую изучает теоретик. Так, экологи, работающие в местностях с резко неблагоприятными условиями (например, в аридных областях) или имеющие дело с мелкими организмами (такими, как насекомые или планктон, для которых характерны короткие жизненные циклы, высокий биотический потенциал, высокая интенсивность метаболизма на 1 г массы, а следовательно, и небольшая биомасса на единицу пространства в единицу времени), прежде всего обращают внимание на: 1) значение периода времени, когда скорость прироста (r) положительна; 2) значение независимых от плотности факторов, таких, как погода, в определении продолжительности благоприятных периодов; 3) второстепенную роль внутрипопуляционных факторов самоограничения; 4) общее отсутствие стабильности в динамике плотности любых видов, даже в стабильных экосистемах. Эти моменты подчеркнуты в хорошо известной книге Андреварты и Бирча (Andrewartha, Birch, 1954).

Экологи, работающие в мягких, благоприятных условиях (таких, как английские сады, коралловые рифы или тропические леса) или с более крупными организмами (птицы, млекопитающие или лесные деревья, у которых жизненные циклы более продолжительны, а численность и биомасса более четко соответствуют потоку энергии), обращают внимание на: 1) значение зависимых от плотности факторов, и прежде всего — лимитирующее значение внутривидовой конкуренции (как в уравнении S-образного роста) и различных межвидовых регулирующих влияний (межвидовая конкуренция, паразиты и т. д.); 2) стабильность или по меньшей мере постоянство характера изменений плотности; 3) значение биологических механизмов регуляции. Характерно, что исследователи, работающие с отдельными замкнутыми популяциями мелких организмов, такими, как культуры бактерий или лабораторные популяции мучных хрущаков, также обращают особое внимание на эти последние аспекты, что, в общем, неудивительно, поскольку биомасса на единицу объема в культурах больше, чем это обычно наблюдается в природе. В равной мере не следует удивляться и тому, что на исследователей, работающих с монокультурами зерновых и древесных растений, не производит впечатления эффективность биологического контроля.

Анализ теорий зависимой от плотности регуляции содержится в основополагающих работах Никольсона (Nicholson, 1954, 1957, 1958), Лэка (Lack, 1954); см. также приложение в работе Lack, 1966.

лет моллюска *Acmaea*, живущего на камнях в литоральной зоне, Фрэнк (Frank, 1965) обнаружил, что бóльшая часть изменений, происходящих в популяции, зависит от плотности; исключение составляют случаи резкого увеличения смертности после суровых морозных зим, когда поверхность камней разрушается и удаляется вместе с моллюсками независимо от их численности. Хороший случай «совершенной» зависимости от плотности уже был нами рассмотрен на примере роста дрожжей (рис. 6.12). Как отмечалось в обсуждении, линейная зависимость от плотности маловероятна в природных открытых системах. Проведя тщательное исследование васильковой орехотворки, Варли (Varley, 1947) показал, что влияние ее основного паразита, насекомого *Eurytoma curta*, зависит от плотности, поскольку в условиях, когда плотность популяции хозяина велика, паразит уничтожает большее (как в процентном, так и в абсолютном выражении) число особей хозяина (табл. 6.4). Однако в другом исследовании Варли и Эдвардс (Varley, Edwards, 1957) сообщили, что когда «площадь поиска» мала, как в случае паразитической осы *Mormoniella*, влияние паразита на своего двукрылого хозяина не обязательно зависит от плотности. Таким образом, важную роль могут играть различия в поведении. Холлинг (Holling, 1965, 1966) предложил серию математических моделей, в которые ввел поведенческие признаки. Эти модели позволяют прогнозировать эффективность регулирующего влияния данного насекомого-паразита на насекомое-хозяина при различных уровнях плотности.

Таблица 6.4. Зависимое от плотности влияние паразитического перепончатокрылого на хозяина — личинку галловой мухи. (По Varley, 1947.)

Уровень численности популяции	Популяция личинок в начале сезона, численность на 1 м²	Число уничтоженных паразитом личинок на 1 м²	Смертность от паразита, %
Год с низкой численностью	43	6	14
Год с высокой численностью	148	66	45

Все аспекты проблемы регулирования популяций можно представить в виде графической модели, приведенной на рис. 6.18. В основу графика положены данные о динамике популяции конкретного вида (австралийской листоблошки сем. *Psyllidae*, живущей на эвкалиптах), однако он иллюстрирует многие принципы, обсуждавшиеся выше. В норме наблюдается стабилизация популяций на уровне, соответствующем низкой численности (уровень *1*, время *I* на рис. 6.18); этот уровень намного ниже уровня *2*, которого достигает популяция при использовании всех пи-

щевых и пространственных ресурсов. Регуляция на уровне ниже насыщающего осуществляется метеорологическими условиями и независимыми от плотности паразитизмом и хищничеством на нимфах этого насекомого, а также зависимым от плотности хищничеством птиц на взрослых особях. Иногда стабилизирующие процессы ослабевают; обычно это происходит под влиянием необычайно низких температур, вызывающих снижение относительной численности паразитирующих организмов, в результате чего плотность увеличивается выше контролируемого уровня (т. е. «ускользает» от контроля; время *II* на рис. 6.18). Тогда происходит стремительный рост (время *III*) по J-образной кривой вследствие того, что 1) паразитизм на нимфах становится неэффективным из-за быстрого увеличения сверхпаразитов (паразитов, которые паразитируют на паразитах листоблошки) и 2) численность насекомоядных птиц растет медленнее, чем численность насекомых (вспомните значительные различия рождаемости у насекомых и птиц). Неограниченный какое-то время рост прекращается на уровне *2*, когда нимфы выедают всю пищу, а взрослые особи не находят более мест, пригодных для откладки яиц. Затем, когда деревья остаются без листьев, а популяции хищников (птиц и муравьев) и паразитов возрастают, происходит резкий спад численности листоблошек (время *IV*). Если их численность опускается ниже уровня *1*, то популяция опять попадает в зону действия механизмов регуляции, и ее численность в течение ряда лет, вероятно, будет небольшой (рис. 6.18, *а*). Если же

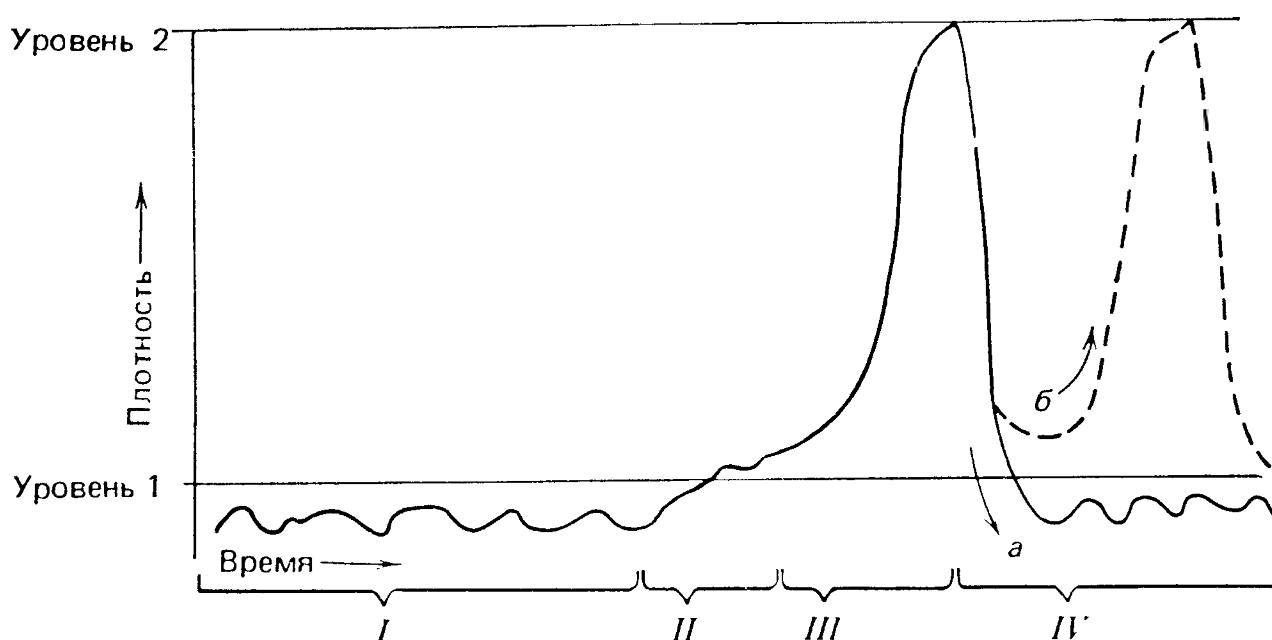


Рис. 6.18. Динамика численности насекомого *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae), которое кормится на деревьях *Eucalyptus blakelyi*. В норме плотность популяции при совместном воздействии зависимых и независимых от плотности факторов (погоды, паразитов и хищников) стабилизируется на низком уровне. Иногда популяция ускользает от естественного контроля и вырывается на очень высокий уровень плотности; следствием этого является дефолиация деревьев на обширных участках. При плотности ниже уровня 1 эффективно действует механизм природного контроля. При плотности на уровне 2 строго лимитирующими становятся пища и места для откладки яиц. (Из Clark, 1964, см. также Clark et al., 1967, с. 158.)

плотность не снизится ниже контролируемого уровня, то может возникнуть новая внезапная вспышка численности (рис. 6.18, *б*).

Эта модель иллюстрирует также некоторые трудности, которые возникают в практике контроля вспышек численности насекомых-вредителей. Частота вспышек увеличивается в результате хозяйственной деятельности человека, который, подобно «необычным» погодным условиям, нарушает работу природных регулирующих механизмов. Нередко численность популяции возрастает так быстро, что это обнаруживается лишь в фазе экспоненциального роста, когда проводить обработку уже слишком поздно. Очевидно, контролирующие мероприятия могут предотвратить вторую вспышку, если обработка была направлена на уничтожение именно данного насекомого-вредителя. Однако применение инсектицидов с широким спектром действия в период *IV* может принести больше вреда, чем пользы, поскольку при этом будут уничтожены также паразиты и хищники, что скорее увеличит, а не уменьшит вероятность новой вспышки. Во многих случаях, если нам не известны фаза популяционного цикла или состояние других популяций, участвующих в функционировании механизма естественного контроля, лучше воздержаться от каких бы то ни было истребительных мероприятий.

7. Структура популяции: характер распределения организмов в пространстве

Определения

Распределение особей в популяции может быть 1) случайным, 2) равномерным (более регулярным, чем при случайном распределении) и 3) групповым (нерегулярным и неслучайным). Случайное распределение наблюдается тогда, когда среда очень однородна, а организмы не стремятся объединиться в группы. Равномерное распределение встречается там, где между особями очень сильна конкуренция или существует антагонизм, способствующий равномерному распределению в пространстве. Чаще всего наблюдается образование различного рода скоплений. Однако если особи в популяции обладают тенденцией образовывать группы определенной величины (например, пары у животных или вегетативные клоны у растений), то распределение самих *групп* может оказаться более близким к случайному или даже равномерному. Выяснение типа распределения важно при выборе метода взятия проб.

Объяснения и примеры

Три типа распределения особей внутри популяции упрощенно показаны на рис. 6.19. В каждом прямоугольнике находится примерно одинаковое число особей. При групповом распределении

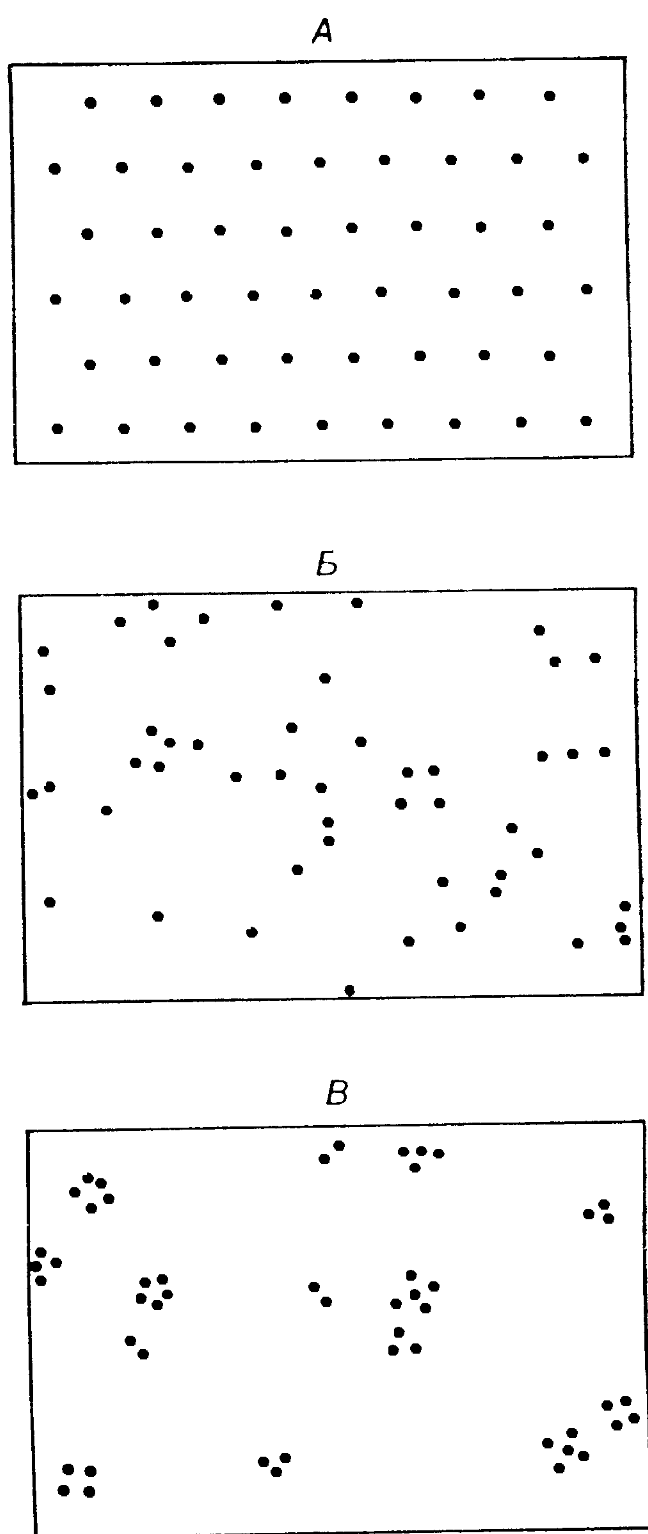


Рис. 6.19. Три основных типа распределения особей, пар или групп особей в популяции. *А*. Равномерное распределение. *Б*. Случайное распределение. *В*. Групповое распределение (распределение групп нерегулярно).

(*В*) группы могут быть одинакового или разного размера (как на рисунке) и распределяться случайно (как показано) или в свою очередь объединяться в скопления, между которыми остаются обширные незанятые пространства. Иными словами, существует пять типов распределения: 1) равномерное; 2) случайное; 3) случайное групповое; 4) равномерное групповое и 5) групповое, с образованием скоплений групп. Все эти типы, несомненно, встречаются в природе. Как явствует из рис. 6.19, малые выборки, взятые из трех представленных популяций, дадут совершенно различные результаты. При малой выборке из популяции с групповым распределением будут получены либо слишком низкие, либо слишком высокие величины плотности в пересчете на всю популяцию. Таким образом, при изучении популяций с групповым распределением необходимо более тщательное планирование эксперимента, а число выборок должно быть большим, чем в случае, если распределение не групповое.

Случайному распределению соответствует нормальная, или колоколообразная, кривая, на которой основаны стандартные статистические методы. Распределение такого типа можно ожидать в природе в тех случаях, когда на популяцию одновременно воздействуют многочисленные, но слабые факторы. (Вспомните разд. 5, в котором обсуждалась возможная случайная основа циклических колебаний.) Если же, как это обычно бывает, преобладает лишь несколько основных факторов (вспомните принцип лимитирующих факторов) или если у растений и животных наблюдается сильная тенденция к образованию скоплений для (или

вследствие) размножения и других целей, то вряд ли следует ожидать полностью случайного распределения. Однако встречаемые иногда в природе неслучайные или «контактные» распределения можно рассматривать как результат случайного распределения групп, содержащих разное число особей (как на рис. 6.19, *В*), или же группы могут быть распределены равномерно (или по крайней мере не совсем случайно). Иными словами (мы берем крайний случай), лучше определить каким-либо выборочным методом число муравейников (используя муравейник как популяционную единицу), а затем определить число муравьев на 1 муравейник, нежели пытаться определить количество муравьев непосредственно, используя метод случайных выборок.

Предложено несколько методов, позволяющих определить тип распределения особей в пространстве и степень скученности особей в популяции (когда это не самоочевидно), однако здесь предстоит решить еще много задач. В качестве примеров можно упомянуть два метода. Один из них состоит в сравнении фактических частот встречаемости групп животных с разной численностью, выявленной в серии выборок, с членами ряда Пуассона, задающего частоты, с которыми должны встречаться группы из 0, 1, 2, 3, 4, ...n особей, при случайном распределении. Так, если частота малых групп (включая пустые выборки) и обильных групп выше, а частота средних по величине групп ниже, чем ожидаемая, то мы имеем дело с групповым распределением. Противоположная ситуация характеризует равномерное распределение. При определении значимости наблюдаемого отклонения от кривой Пуассона проводят статистический анализ, однако этот общий метод неудобен тем, что на результат может влиять величина выборки. Один из примеров использования метода Пуассона для проверки случайного распределения пауков показан в табл. 6.5. На восьми из одиннадцати площадок пауки распределялись случайно. Неслучайное распределение имело место на площадках с наименее однородной растительностью.

Для случайных распределений характерно одно общее свойство, состоящее в том, что дисперсия (V) равняется среднему (m). Если дисперсия больше среднего, то распределение групповое, если же дисперсия меньше среднего, то распределение равномерное (регулярное). Таким образом, при случайном распределении

$$V/m = 1; \text{ стандартная ошибка} = \sqrt{\frac{m}{n} - 1}\ .$$

Если при использовании стандартных критериев значимости оказывается, что отношение дисперсия/среднее больше единицы, то распределение групповое, если это отношение значимо меньше единицы, то мы имеем дело с равномерным распределением, и ес-

ли отношение равно единице — со случайным распределением. Такой подход иллюстрируется также в табл. 6.5.

Таблица 6.5. Случайное и неслучайное пространственное распределение пауков и двустворчатых моллюсков

А. Численность и распределение пауков-волков (Lycosidae) в квадратах по 0,1 гектару в залежном местообитании. (По Kuenzler, 1958.)

Вид	Квадрат	Численность в квадрате	χ^2 для распределения Пуассона
Lycosa timuqua	1	31	8,90[1]
	2	19	9,58[1]
	3	15	5,51
	4	16	0,09
	5	45	0,78
	6	134	1,14
Lycosa carolinensis	2	16	0,09
	5	23	4,04
	6	15	0,05
	3	70	17,30[1]
Lycosa rabida	4	16	0,09

Б. Среднее, дисперсия и пространственное распределение двух видов мелких двустворчатых моллюсков на литоральной илистой отмели в Коннектикуте. (По Jackson, 1968.)

Вид и возраст	Среднее	Дисперсия	Отношение дисперсии к среднему[2]
Mulinia lateralis			
Все возрасты	0,27	0,26	Случайное
Gemma gemma			
Все возрасты	5,75	11,83	Групповое
Первый год	4,43	7,72	»
Второй год	1,41	1,66	Случайное

[1] Значимо на 5-процентном уровне, т. е. не случайно. Во всех остальных квадратах распределение случайно.

[2] Если отличие от единицы не значимо (на 5-процентном уровне), то распределение случайно; если значимость отличия от единицы меньше 1%, то это свидетельствует о групповом (агрегированном) распределении.

Другой метод, предложенный Дайсом (Dice, 1952), заключается в измерении каким-либо стандартным способом расстояния между особями. Если построить далее график, на котором квадратные корни из этих расстояний представлены как функция частот, то форма полученного многоугольника будет свидетельствовать о характере распределения. Симметричный многоугольник частот (иными словами, нормальная колоколообразная кривая) свидетельствует о случайном, скошенный вправо — о равномерном, скошенный влево — о групповом распределении (особи

находятся ближе друг к другу, чем ожидалось). Численную меру степени «скошенности» можно оценить количественно. Этот метод, разумеется, лучше применять для растений или неподвижных животных, но его можно использовать и для оценки распределения в пространстве колоний или жилищ животных (нор лис и грызунов, гнезд птиц и т. д.).

Личинки мучных хрущаков обычно случайно распределены в своей очень однородной среде: их наблюдаемое распределение соответствует распределению Пуассона (Park, 1934). Одиночные паразиты или хищники, такие, как пауки, рассматриваемые в табл. 6.5, характеризуются иногда случайным распределением (и они часто проводят время, занимаясь случайным поиском хозяина или жертвы). Джексон (Jackson, 1968) сообщил о случайном характере распределения особей двустворчатого моллюска *Mulinia lateralis* на илистой литорали. Так же были распределены двухлетние особи *Gemma gemma*, однако для однолетних особей и всей популяции *Gemma* закономерность оказалась иной: в связи с яйцеживорождением (т. е. личинки развиваются в теле самки) распределение этих животных было групповым. Результаты этого исследования приведены в табл. 6.5, *Б*. Обратите внимание на то, что в популяции со случайным распределением дисперсия близка к среднему, а в популяции с групповым распределением — значимо больше среднего. Илистое дно — очень гомогенная среда обитания, и межвидовая конкуренция здесь выражена слабо. Оба этих обстоятельства благоприятствуют случайному распределению.

У деревьев в лесу, достаточно высоких, чтобы их кроны образовали часть общего полога, распределение может быть равномерным, поскольку конкуренция за свет у деревьев столь велика, что у них наблюдается тенденция отстоять друг от друга на расстояния, которые «скорее регулярны, нежели случайны». Поля зерновых культур, фруктовые сады и посадки сосны могли бы служить еще лучшими примерами. Кустарники в пустыне часто распределяются очень равномерно, почти так, словно их специально сажали рядами. По-видимому, дело здесь в интенсивной конкуренции (быть может, связанной, в частности, с выделением антибиотиков) в среде с недостаточной влажностью. Тенденция к более равномерному распределению у некоторых животных может быть обусловлена территориальностью (разд. 9).

За примерами группового распределения и пятнистой среды обитания читателю далеко ходить не придется. Из многих изученных Коулом (Cole, 1946, 1946а) беспозвоночных, обитающих в лесной подстилке, только для пауков было характерно случайное распределение. В другой работе Коул отметил, что случайное распределение удалось установить только для 4 из 44 видов растений. Все остальные виды были в той или иной степени объединены в группы.

Более подробно статистика пространственного распределения элементов популяций рассмотрена в работах Скеллама (Skellam, 1952), Гудолла (Goodall, 1970) и Пиелу (Pielou, 1975).

8. Структура популяции: агрегация, принцип Олли и безопасные поселения

Определения

Как было отмечено в предыдущем разделе, для внутренней структуры большинства популяций в разное время характерно образование групп разных размеров. Такие группы представляют собой результат агрегирования особей, происходящего по разным причинам: 1) вследствие локальных различий в местообитаниях; 2) под влиянием суточных и сезонных изменений погодных условий; 3) в связи с процессами размножения или 4) в результате социального привлечения (у высших животных). Агрегация может усиливать конкуренцию между особями за компоненты минерального питания, пищу или пространство, но это часто более чем уравновешивается повышением жизнеспособности группы, поскольку группа обладает бóльшими возможностями для своей защиты, обнаружения ресурсов или изменения микроклимата или микроместообитания. Степень агрегации, так же как общая плотность, при которой наблюдаются оптимальный рост и выживание популяции, варьирует у разных видов и в разных условиях; поэтому как «недонаселенность» (или отсутствие агрегации), так и перенаселенность могут оказывать лимитирующее влияние. Это и есть принцип Олли.

Особый тип агрегации был назван «образованием безопасных поселений». В этом случае обширные, социально организованные группы животных обосновываются в благоприятном центрально расположенном участке, откуда они регулярно расходятся для удовлетворения потребностей в пищевой или других видах энергии и куда возвращаются. Некоторые из наиболее успешно адаптирующихся животных на земле, в том числе скворцы и человек, используют эту стратегию.

Объяснения и примеры

У растений агрегация может возникать под влиянием первых трех из перечисленных выше факторов. У высших животных сильно выраженная агрегация может быть результатом действия всех четырех факторов, но особенно социального поведения; хорошими примерами служат разные виды оленей, в частности карибу, которые в очень монотонной арктической среде образуют огромные

стада, птицы, образующие большие мигрирующие стаи, или антилопы в саваннах восточной Африки, кочующие табунами с одного пастбища на другое и предупреждающие таким образом истощение любого участка своей территории.

В целом для растений и, вероятно, для некоторых низших животных применимо экологическое правило, согласно которому тенденция к агрегации находится в обратной зависимости от подвижности стадий расселения (семян, спор и т. д.). Впервые это высказали Уивер и Клементс (Weaver, Clements, 1929) в своем руководстве по экологии растений. В заброшенных насаждениях кедры, хурма и другие растения, у которых семена не имеют приспособлений, способствующих их переносу, всегда сгруппированы около родительских растений или вдоль заборов и в других местах, где птицы и другие животные запасают семена. Вместе с тем амброзия, злаки и даже сосны, легкие семена которых далеко разносятся ветром, растут на залежах сравнительно более равномерно.

Высокая выживаемость в группе — важный признак, который может быть результатом агрегации. Группа растений способна лучше противостоять ветру или эффективнее уменьшать потери воды, чем отдельные особи. Однако у зеленых растений отрицательные последствия конкуренции за свет и минеральное питание в общем скоро перевешивают преимущества от объединения в группы. Лучше всего положительное влияние объединения в группу выражено у животных. Олли (Allee, 1931, 1938, 1951) провел множество соответствующих экспериментов и подытожил полученные им данные в печатных работах. Он обнаружил, например, что рыбы в группе могут лучше переносить введенную в воду определенную дозу яда, чем изолированные особи. В то же время отдельные особи оказываются более устойчивыми к яду, если их посадить в воду, где раньше находилась группа рыб, чем если их держать в предварительно не «кондиционированной» воде. В первом случае слизь и другие выделения способствуют противодействию ядам, выявляя в данной ситуации некоторые механизмы эффекта группы. Другой пример положительного влияния объединения в группу на выживание — пчелы. Пчелы в улье или просто в скоплении выделяют и сохраняют достаточно тепла для выживания всех особей при температуре, при которой гибнут изолированные особи. Колониальные птицы часто не могут успешно размножаться, если колония становится маленькой (Darling, 1938). Олли отметил, что такая примитивная кооперация (протокооперация), встречающаяся даже у представителей примитивных типов организмов, есть начало социальной организации, в разной степени развитой в животном царстве и достигающей кульминации у человека. Принцип Олли схематически иллюстрируется на рис. 6.20.

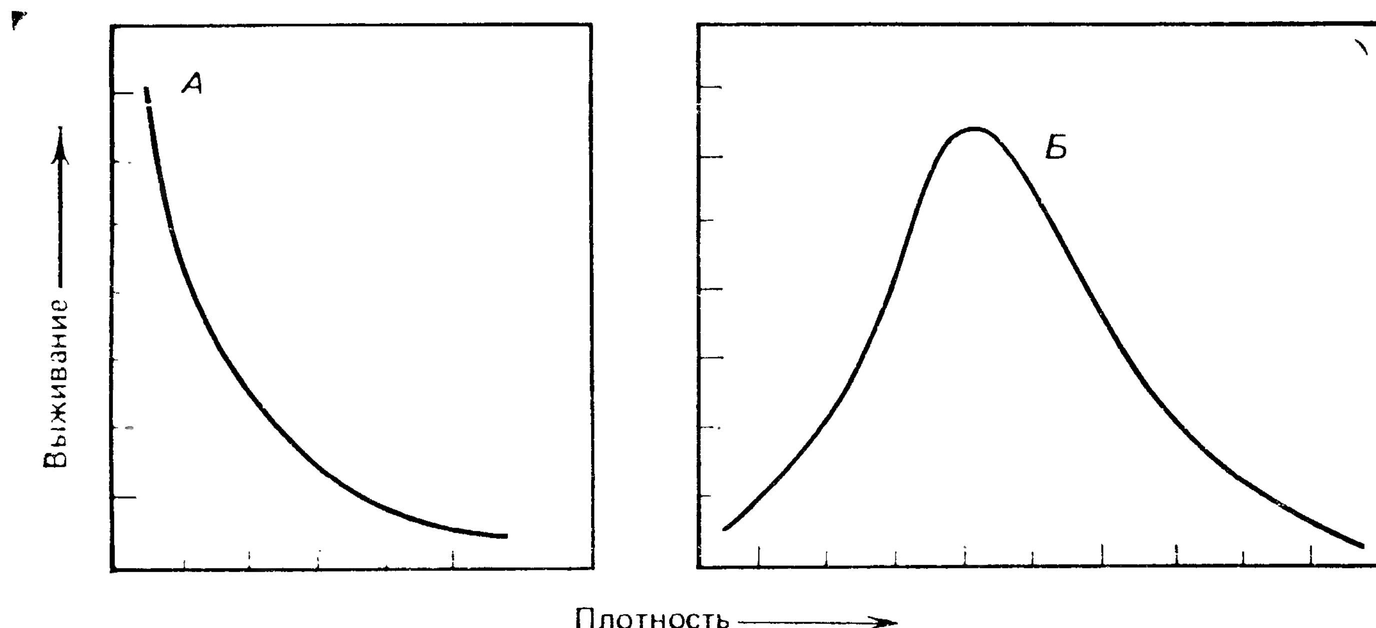


Рис. 6.20. Иллюстрация принципа Олли. В одних популяциях скорость роста и выживание максимальны, когда величина популяции мала (*А*), тогда как в других внутривидовая протокооперация приводит к тому, что наиболее благополучны популяции промежуточных размеров (*Б*). В последнем случае «недонаселение» так же вредно, как и «перенаселение». (По Allee et al., 1949.)

Настоящая социальная агрегация в том виде, в каком она встречается у общественных насекомых и позвоночных (в противоположность пассивной агрегации в ответ на некоторый общий внешний фактор), характеризуется определенной организацией, в частности социальной иерархией и специализацией особей.

При социальной иерархии, которая может выражаться, например, просто в «очередности клевания» (названа так потому, что это явление было впервые описано у кур), особи часто связаны между собой четкими связями подчинения—доминирования (подобно армейской цепочке от генерала до рядового); она может принимать и более сложную форму, при которой особи связаны отношениями лидерства, доминирования и кооперации, как, например, в группах некоторых птиц и насекомых, ведущих себя почти как единое целое. В таких группах может быть признанный лидер, однако столь же часто ни одна особь не занимает главенствующего положения, и члены группы следуют за действиями особи, которая ведет себя решительно, так, словно она «знает, что делать». Подобные типы социальной организации благоприятны для популяции в целом, потому что они предотвращают перенаселение.

Очень успешная стратегия агрегаций у высших животных была названа У. Дж. Гамильтоном (Hamilton, Watt, 1970) «образованием безопасных поселений». В этом случае большое число особей располагается в благоприятном центральном участке, или ядре, как это наблюдается, например, в колониях скворцов или гнездовых колониях морских птиц. Практически ежедневно особи

покидают центральный участок, добывая себе пищу на обширном пространстве. Агрегация в центральном участке, если хороших участков недостаточно, дает преимущества в том, что для каждой особи в этих условиях гарантировано получение необходимого количества чистой энергии. К неблагоприятным факторам следует отнести стресс, обусловленный загрязнением участка экскрементами и интенсивным вытаптыванием растительности или грунта. Очевидно, что «городская агрегация» человека организована таким же образом. Разработка горючих ископаемых фактически уничтожила границы зон жизнеобеспечения; и поскольку города и другие центральные поселения не имеют больших запасов энергии, величина популяции в них ограничивается доступными источниками топлива. Однако по мере роста плотности населения все бо́льшую роль, как лимитирующих факторов, начинают играть загрязнение окружающей среды и уплотнение почвы.

Удивительные поселения общественных насекомых уникальны в том отношении, что составляющие их особи крайне специализированы. К числу наиболее высокоразвитых общественных насекомых следует отнести термитов (Isoptera), а также муравьев и пчел (Hymenoptera). У наиболее специализированных видов разделение труда обеспечивается существованием трех каст: производителей (например, царицы у пчел), рабочих и солдат. Каждая из каст морфологически специализирована для выполнения соответствующей функции: размножения, заготовки пищи или защиты. В следующей главе будет показано, что такая адаптация ведет к групповому отбору не только внутри вида, но и в группе тесно связанных видов.

Принцип Олли вполне приложим к человеку. Вероятно, «городская агрегация» (стратегия «безопасных поселений», обсуждавшаяся только что) благоприятна для человека, но лишь до определенного предела (см. гл. 2, разд. 7, и гл. 3, разд. 8). Если построить график зависимости выгоды (ось y) от величины города (ось x), то полученная кривая будет иметь такой же горб, как кривая *Б* на рис. 6.20 и кривая «субсидия — стресс» на рис. 3.5. Таким образом, города, как и колонии пчел или термитов, могут оказаться слишком большими в ущерб собственному благополучию. Оптимальная величина агрегации общественных насекомых определяется пробами и ошибками естественного отбора.

Поскольку оптимальная величина города пока еще не поддается объективному определению, население городов следует уменьшать, как только стоимость жизни в городе начинает превышать выгоду. С точки зрения экологических принципов ошибочно поддерживать или субсидировать город, который стал слишком большим для своего жизнеобеспечения. Кто должен сформулировать это, исходя из интересов общественного благополучия?

5 Заказ № 1483

9. Структура популяции: изоляция и территориальность

Определения

Факторы, способствующие изоляции или разделению в пространстве особей, пар или мелких групп, составляющих популяцию, вероятно, распространены не так широко, как факторы, способствующие агрегации. Тем не менее эти факторы очень важны для улучшения приспособленности и, возможно, для регуляции размеров популяций. Обычно изоляция возникает как следствие: 1) конкуренции между особями за дефицитные ресурсы или 2) прямого антагонизма, включающего у высших животных поведенческие реакции, а у растений, микроорганизмов и низших животных — химические изолирующие механизмы (антибиотики и аллелопатические вещества). В обоих случаях это может привести, как было показано в разд. 7, к случайному или равномерному распределению, поскольку ближайшие соседи уничтожаются или изгоняются. Активность особей, пар или семейных групп позвоночных и высших беспозвоночных обычно ограничена определенным пространством, которое называется *индивидуальным*, или *семейным участком*. Если этот участок активно охраняется, так что он не перекрывается с соседним участком антагонистической особи, пары и т. д., то его называют *территорией*. По-видимому, территориальность наиболее выражена у позвоночных и некоторых членистоногих, характеризующихся сложным репродуктивным поведением, проявляющимся, в частности, в строительстве гнезд, откладке яиц, заботе о потомстве и его защите.

Объяснения и примеры

Точно так же, как агрегация, которая может усилить конкуренцию, но дает другие преимущества, разобщение особей в популяции может уменьшить конкуренцию за жизненно необходимые ресурсы или обеспечить «приватность», необходимую при сложных репродуктивных циклах (как у птиц), но достигается это, вероятно, за счет преимуществ, даваемых кооперированным поведением группы. Полагают, что сохранение в процессе эволюции какой-либо структуры зависит от того, дает ли эта структура долговременные преимущества. Во всяком случае, в природе часто встречается организация обоих типов; фактически в популяциях некоторых видов одна форма поведения сменяется другой. Дрозды, например, занимают изолированные территории в период размножения и собираются в стаи к зиме, получая, таким образом, преимущества от обоих типов распределения. Кроме того, особи разного возраста и пола могут вести себя по-разному в один и тот же период (например, взрослые живут изолированно, а молодые образуют скопления).

Роль внутривидовой конкуренции и «химической войны» за пространство у деревьев в лесу и кустарников в пустыне мы уже обсуждали в разд. 6. Такого рода изолирующие механизмы широко распространены у микроорганизмов и высших растений. Теперь необходимо подробно остановиться на механизмах разобщения, основанных на активном антагонизме, наблюдаемом у высших животных. Многие животные ограничивают свою основную деятельность определенной областью или индивидуальным участком, площадь которого может варьировать от нескольких квадратных сантиметров до многих квадратных километров (таковы размеры участка пумы). Поскольку индивидуальные участки часто перекрываются, достигается только частичная изоляция; крайнее выражение разобщенности — территориальность (сравните черепах и птиц на рис. 6.21).

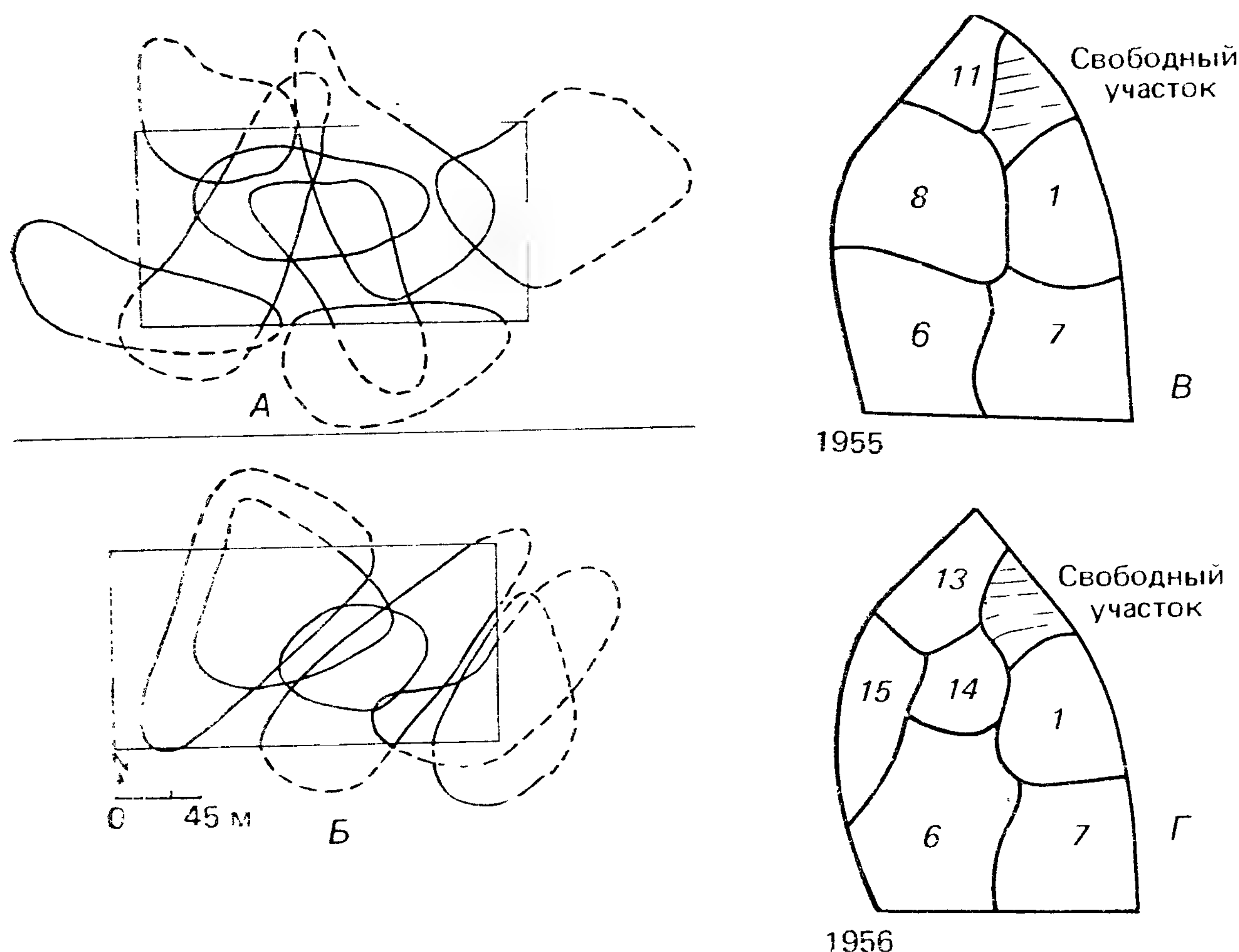


Рис. 6.21. Индивидуальные участки и территории (т. е. охраняемые индивидуальные участки) у различных животных. *А*, *Б*. Индивидуальные участки 15 черепах (*Terrapene carolina*) на площади в 2 га (*А* — самцы, *Б* — самки). Этот вид не охраняет свои участки, и они перекрываются. (Из Stickel, 1950.) *В*, *Г*. Территории певчего дрозда (*Turdus philomelos*) в 1955 и 1956 гг. в Оксфордском ботаническом саду, Англия. Цифрами обозначены окольцованные самцы из территориальных пар. Обратите внимание на то, что у особей 1, 6 и 7 одни и те же участки сохраняются из года в год, две другие птицы на следующий год не вернулись, и на их территории на следующий год поселились три новые особи. Обычно преуспевающие особи занимают из года в год одну и ту же территорию на протяжении всей жизни. (Из Lack, 1966.)

Термин «территория» в том смысле, как он определен в этом разделе, был впервые использован Эллиотом Говардом (Elliot Howard) в книге «Территория в жизни птиц», опубликованной в 1920 г. Появившиеся с тех пор работы по этому вопросу посвя-

щены главным образом птицам. Однако «изоляция посредством антагонистического поведения» широко распространена среди других позвоночных и некоторых членистоногих, особенно у видов, у которых один или оба родителя охраняют гнезда и молодь. Найс (Nice, 1941) подразделил территориальное поведение птиц на несколько основных типов: 1) охраняется весь участок, где происходит кормление и спаривание, выведение птенцов; 2) охраняется участок, где происходит спаривание и гнездование, но не кормление; 3) охраняется только тот участок, на котором происходит спаривание; 4) охраняется только гнездо и 5) охраняются участки, не связанные с размножением. В первом случае охраняемый участок может быть достаточно обширным, большим, чем нужно для обеспечения пищей родителей и потомства. Например, крошечный комаролов (*Polioptila*) весом всего около 7 граммов охраняет территорию, достигающую 1,8 га, но добывает пищу со значительно меньшей площади вокруг гнезда (Root, 1969). В большей части случаев территориального поведения настоящие столкновения на границах сведены к минимуму. Владельцы заявляют о своих правах на участок или о месте своего нахождения с помощью песни или демонстративного поведения, и потенциальный захватчик в общем избегает вторжения в занятое владение. Многие птицы, а также рыбы и рептилии обладают заметной, бросающейся в глаза раскраской головы, тела или придатков, которая демонстрируется для отпугивания незваного гостя. У большинства перелетных певчих птиц самцы прилетают в места гнездования раньше самок и проводят время, утверждаясь на своей территории и заявляя об этом громким пением. Люди же, как правило, разочаровываются, когда узнают, что первый весенний дрозд поет вовсе не для того, чтобы доставить удовольствие своей подруге, а для того, чтобы заявить о своих правах на землю.

Поскольку в начале периода гнездования участок, охраняемый птицами, часто больше, чем в конце, когда потребность в пище максимальна, и поскольку многие виды птиц, рыб и рептилий, проявляющие территориальное поведение, вообще не защищают участков, на которых они кормятся, репродуктивная изоляция и территориальный контроль, по-видимому, имеют большее значение для выживания, чем изоляция, связанная только с добыванием пищи.

Территориальность определенно влияет на генетическую приспособленность (вероятность оставить потомков), поскольку у видов, характеризующихся территориальным поведением, особи, которые не могут обеспечить своей территории, не размножаются. Вопрос о том, предотвращает ли территориальность перенаселение и эволюционирует ли она именно по этой причине, как это энергично доказывает Винн-Эдвардс (Wynne-Edwards, 1962), до сих

пор не решен. Джеррем Браун (Jerram Brown, 1969) обобщил аргументы, противоречащие гипотезе об ограничении популяции, в том числе и такую идею, что большая, чем это необходимо, энергетическая стоимость защиты участка не могла бы дать какие-либо селективные преимущества. Вернер (Verner, 1977) же утверждает, что обладание территорией, большей чем та, которая определяется сиюминутными потребностями, может иметь адаптивный смысл, поскольку, даже если наступит засуха или вследствие иных суровых условий ограничится запас доступной пищи, ресурсы, необходимые для размножения, будут все-таки гарантированы. Эта точка зрения подтверждается экспериментальным исследованием Рихерта (Riechert, 1981), выполненным на одном из территориальных видов пустынных пауков (*Agelenopsis operta*). Рихерт обнаружил, что размер территории у этих пауков фиксирован (на опытной площадке обычно находится определенное число пауков) и, кроме того, величина территории достаточна для того, чтобы паук сумел прокормиться даже при очень сильном снижении численности жертв. В соответствии с этим плотность пауков не может превзойти предел, определяемый наличием соответствующих территорий, независимо от количества пищи в наиболее благоприятные периоды. Особи, неспособные занять территорию, теряют в весе и в конце концов погибают, как показано на рис. 6.22. Особи, занимающие более выгодные территории, успешнее размножаются, что особенно заметно в суровых условиях (при неблагоприятной погоде и недостатке пи-

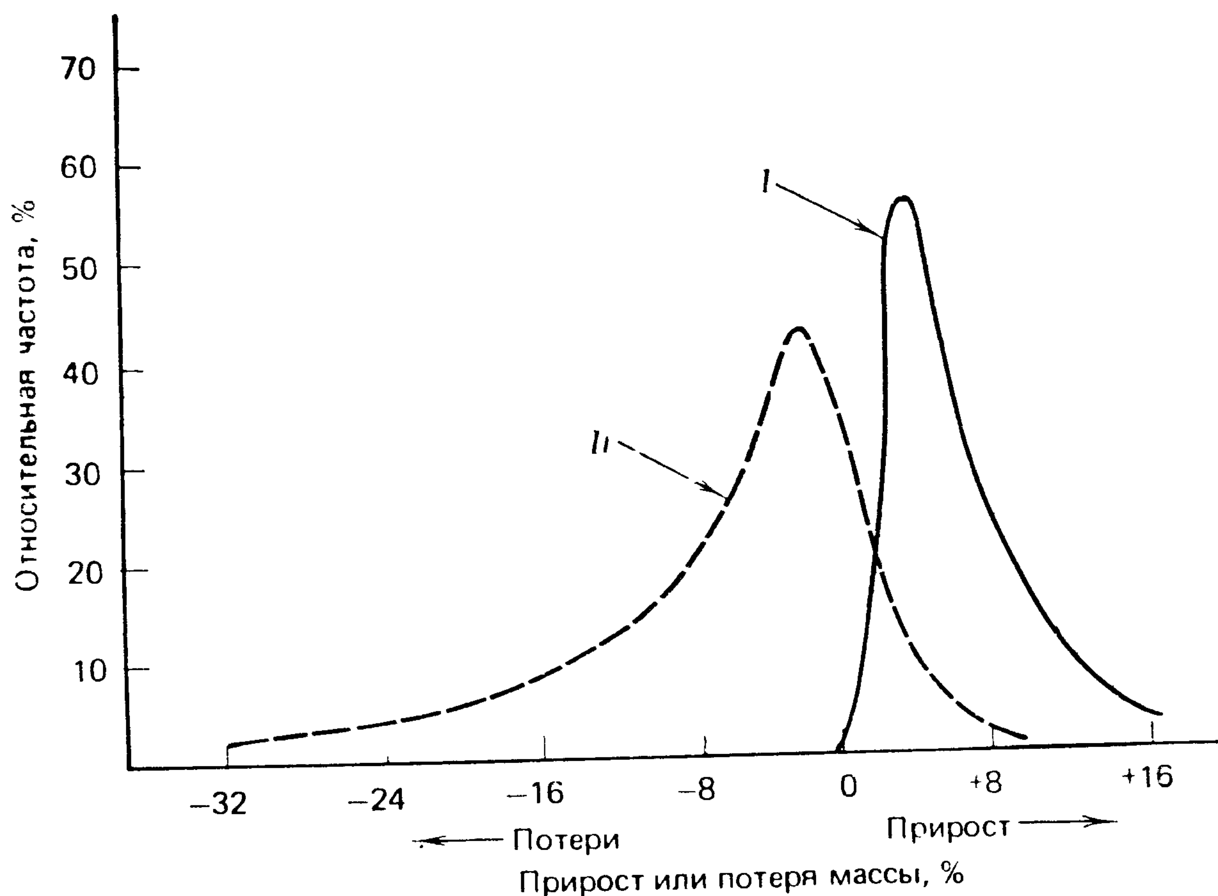


Рис. 6.22. Приспособленность, оцениваемая в суточном приросте или потере веса тела, у территориальных пауков (*I*) и у особей, которые не могут занять и поддерживать территорию (бродяг, *II*). В неблагоприятные сезоны бродяги оказываются в крайне тяжелом положении, и лишь немногие из них доживают до возраста, в котором возможно размножение. (Из Riechert, 1981.)

щи). В этом случае реализуются возможности такого признака, как территориальность, в ограничении численности популяции и отборе наиболее приспособленных особей. Проблема, связанная с гипотезой о регуляции, частично включает вопрос о групповом отборе, который мы рассмотрим в гл. 8.

Полагают, что территориальное поведение позволяет избегать давления хищников и предотвращает распространение болезней вследствие пространственного разобщения особей; кроме того, оно способствует разделению и сохранению ресурсов и облегчает встречу особей при размножении.

Вопросы о том, насколько человеку свойственно врожденное территориальное поведение, и о том, в каких пределах он может научиться планировать землепользование, так чтобы избежать перенаселения, чрезвычайно интересны. В поведении человека обнаруживаются определенные черты территориальности, такие, как императив личной собственности и законы и обычаи, предписывающие ему защищать свой дом, — если нужно, то и с оружием в руках. В популярной книге «Территориальный императив» Роберт Ардри (R. Ardrey) оптимистично утверждает, что человеку от рождения присущи черты территориального поведения, и поэтому он неизбежно будет противостоять чрезмерной скученности, избегнув тем самым гибели от перенаселения. К сожалению, человек слишком хорошо адаптируется к чрезмерной скученности, как это можно видеть на примере Гонконга, одной из самых густонаселенных точек Земли.

10. Распределение энергии и оптимизация: *r*- и *K*-отбор

Определения

Концепция чистой энергии экосистемы как целого (обсуждалась в гл. 3) основывается на распределении энергии между продукцией (P) и дыханием, или поддержанием (R). Сходным образом отдельный организм и популяция могут расти или размножаться только в том случае, если они получают энергии больше, чем ее нужно для поддержания. Энергия для поддержания представляет собой сумму энергии, образующейся в результате основного обмена (т. е. обмена, который характеризует особь в состоянии покоя; этот обмен можно измерить в лаборатории, и он меняется в зависимости от типа организма и температуры) и кратной ему величины энергии, обеспечивающей минимальную активность, необходимую для выживания в полевых условиях. Такая *энергия для поддержания* определяется при длительных наблюдениях в поле, поскольку ее величина широко варьирует в зависимости от того, является ли данный организм подвижным или сидячим. Для размножения требуется дополнительная, или чистая, энергия,

обеспечивающая выживание будущих поколений. Эта энергия расходуется на развитие репродуктивных структур, спаривание, продуцирование семян, яиц, молоди, заботу о потомстве и т. д. В процессе естественного отбора организмы достигают наиболее благоприятного соотношения между выгодами и затратами, или соотношения чистой энергии и времени. У автотрофов эта эффективность складывается из полезной части световой энергии (преобразуемой в пищу) минус энергия, необходимая для поддержания энергоулавливающих структур (например, листьев). Эта величина зависит от времени, в течение которого доступна световая энергия. Для животных критическим является отношение разницы между полезной энергией пищи и энергетической стоимостью поиска и поедания пищевых объектов ко времени, требующемуся для поиска и поедания. Оптимизация может достигаться двумя основными путями: 1) минимизацией времени (например, при эффективном поиске и преобразовании энергии пищи) или 2) максимизацией чистой энергии (например, путем выбора крупных пищевых объектов или легко перевариваемой пищи) или одновременным использованием обеих возможностей. Большинство оптимизационных моделей предсказывает, что, чем меньше абсолютное обилие пищи (или другого источника энергии), тем обширней должна быть область ее заготовки и тем шире должен быть диапазон объектов питания, чтобы соотношение доход/стоимость было оптимальным. Эта тенденция, однако, может меняться под действием внешних факторов, таких, как конкуренция или кооперация с другими видами.

Отношение энергии размножения к энергии поддержания варьирует не только в соответствии с размером организма и характером его жизненного цикла, но также и в соответствии с плотностью популяции и емкостью среды. В ненасыщенной среде давление отбора благоприятствует видам с высоким репродуктивным потенциалом (высоким отношением усилий на размножение к усилиям по поддержанию). Напротив, условия заполненной среды благоприятны организмам, характеризующимся низким потенциалом роста, но более высокой способностью конкурировать за скудные ресурсы и использовать их (больше энергии вкладывается в поддержание и выживание особи). Соответственно эти два способа известны под названиями r-отбора и K-отбора, по r- и K-константам в уравнении роста (разд. 4). Точно так же виды, подверженные одному или другому типу отбора, называются соответственно r- или K-стратегами.

Объяснения

Согласно Коуди (Cody, 1966), распределение или подразделение (Allocation) энергии между основными видами активности организма отражает балансы между преимуществами и стоимостью

каждого вида активности, которые обеспечивают изменения r_{max} — внутренней (генетически детерминированной) скорости роста, повышающие в будущем выживание или приспособленность. Прежде всего оплачивается, конечно, выживание и поддержание особи (компонент дыхания) с необходимым добавлением в виде чистой энергии, ассигнованной на рост и размножение (компонент продукции). Крупные организмы (как и большие города) должны направлять бо́льшую часть метаболизированной энергии на вход блока поддержания; у мелких организмов эта доля меньше, так как они не обладают большими структурами, требующими поддержания. Естественный отбор, этот бескомпромиссный мастер навязывать функции, требует, чтобы все организмы нашли оптимальное равновесие между расходами энергии на выживание в будущем и расходами на выживание в настоящем.

На рис. 6.23 показаны четыре гипотетических способа распре-

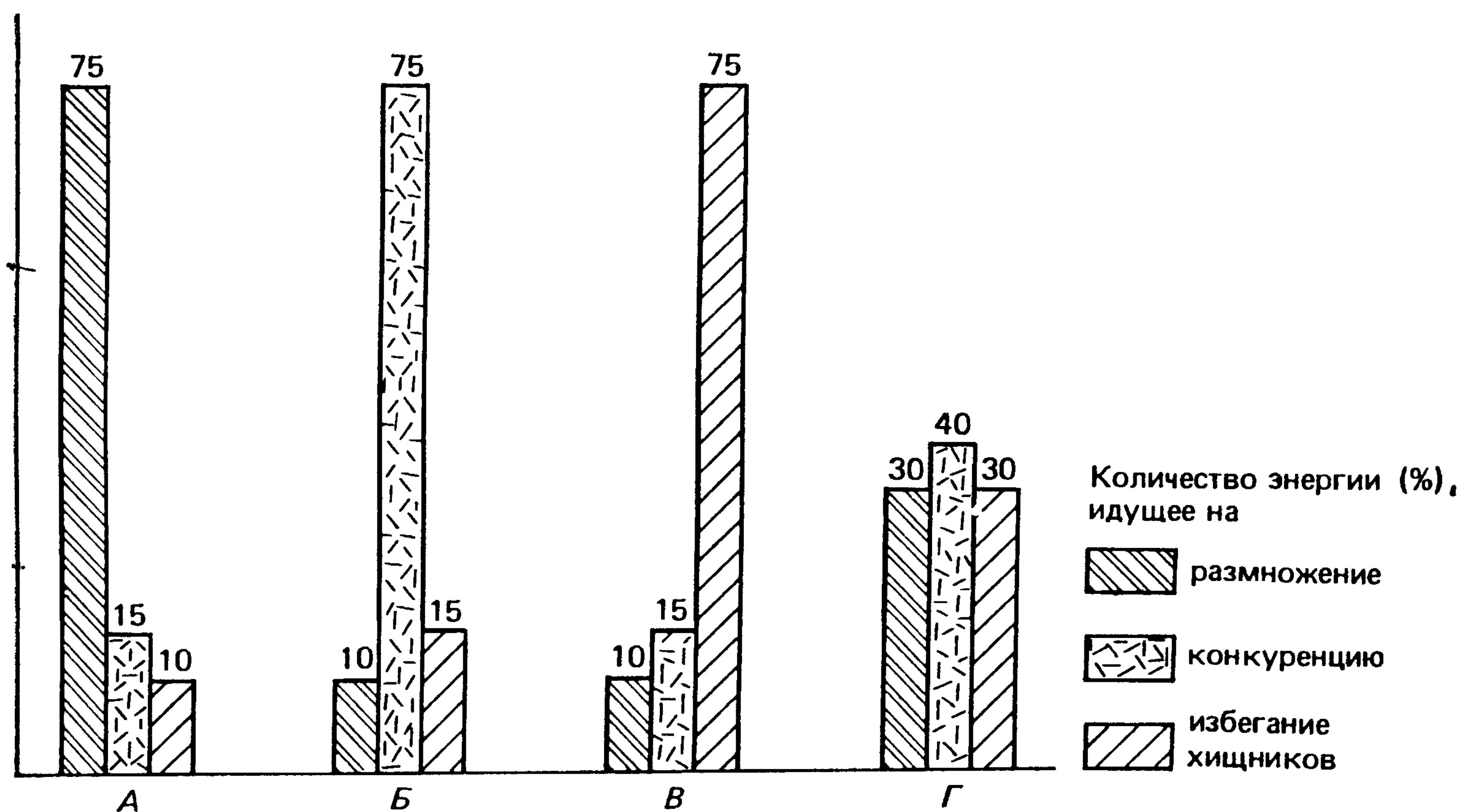


Рис. 6.23. Гипотетическое распределение энергии между тремя основными видами жизнедеятельности, которое необходимо для выживания в четырех резко различающихся ситуациях, когда относительное значение каждого вида жизнедеятельности меняется. (Из Cody, 1966, с изменениями.)

деления энергии между тремя основными статьями расхода: 1) энергия для оплаты конкуренции с другими видами за общие ресурсы; 2) энергия, оплачивающая возможность быть не съеденным хищником (или травоядным, если речь идет о растительном организме); и 3) энергия для производства потомства. Если ущерб от конкуренции и выедания невелик, то бо́льшая часть потока энергии может быть направлена на размножение и продуцирование молоди, как показано в случае *А*. Напротив, избегание конкуренции или выедания может потребовать больше

энергии, как показано в случаях *Б* и *В*. В случае *Г* энергия примерно поровну распределяется между этими тремя типами активности. *А*, *Б*, *В* и *Г* могут обозначать четыре разных вида, у которых давление отбора приводит к такому характеру подразделения энергии, или четыре разных сообщества, в которых такое подразделение присуще большинству видов, или же, как это будет показано в гл. 8, *А* — обычная ситуация на стадиях колонизации или начальных стадиях сукцессии, когда преобладает *r*-отбор, тогда как *В* и *Г* — ситуация на более зрелых стадиях, когда преобладает *К*-отбор.

Шенер (Schoener, 1971), Коуди (Cody, 1974), Пайк и др. (Pyke et al., 1977), обобщив методы анализа путей распределения и оптимизации энергии, высказали предположение, что в данном случае можно пользоваться методами, аналогичными применяемым при анализе прибыли и затрат в экономике, причем прибыль в экологии — это повышение приспособленности, а затраты — энергия и время, необходимые для обеспечения размножения. Хищник, например, под давлением отбора вынужден увеличивать соотношение между чистой энергией (ассимилированная энергия минус затраты на поимку жертвы) и временем, необходимым для поиска, преследования и поедания добычи. Теоретически увеличить количество энергии, используемой для размножения, можно, либо 1) выбирая более крупную или более питательную жертву или жертву, которую легче поймать, либо 2) уменьшая время и усилия, направленные на поиск и преследование.

Для того чтобы определить оптимальное распределение энергии для данного вида, популяции или данной ситуации в местообитании, было предложено несколько подходов. Один из подходов состоит в том, чтобы выявить, каким образом экологически эквивалентные виды используют морфологические, метаболические и поведенческие адаптации для сохранения приспособленности в сходных местообитаниях, но в различных географических областях. Если параметры приспособленности очень сходны, т. е. наблюдается конвергенция, то можно заключить, что отбор привел к оптимальному решению, несмотря на различия в истории, масштабе времени и генетическом происхождении. Примером служит проведенное Коуди (Cody, 1974) сравнение степных птиц Канзаса и Чили, результаты которого представлены в табл. 7.4.

Другой, более специальный подход состоит в графическом «анализе стратегий» (Levins, 1968), как это показано на рис. 6.24. На рисунке приведены две модели стратегий добывания пищи гипотетическим видом, перед которым стоит задача выбора либо числа пищевых объектов из шести возможных (*А*), либо определенного числа изолированных участков («пятен») для добывания пищи (*Б*). Если особи этого вида питаются каким-то одним

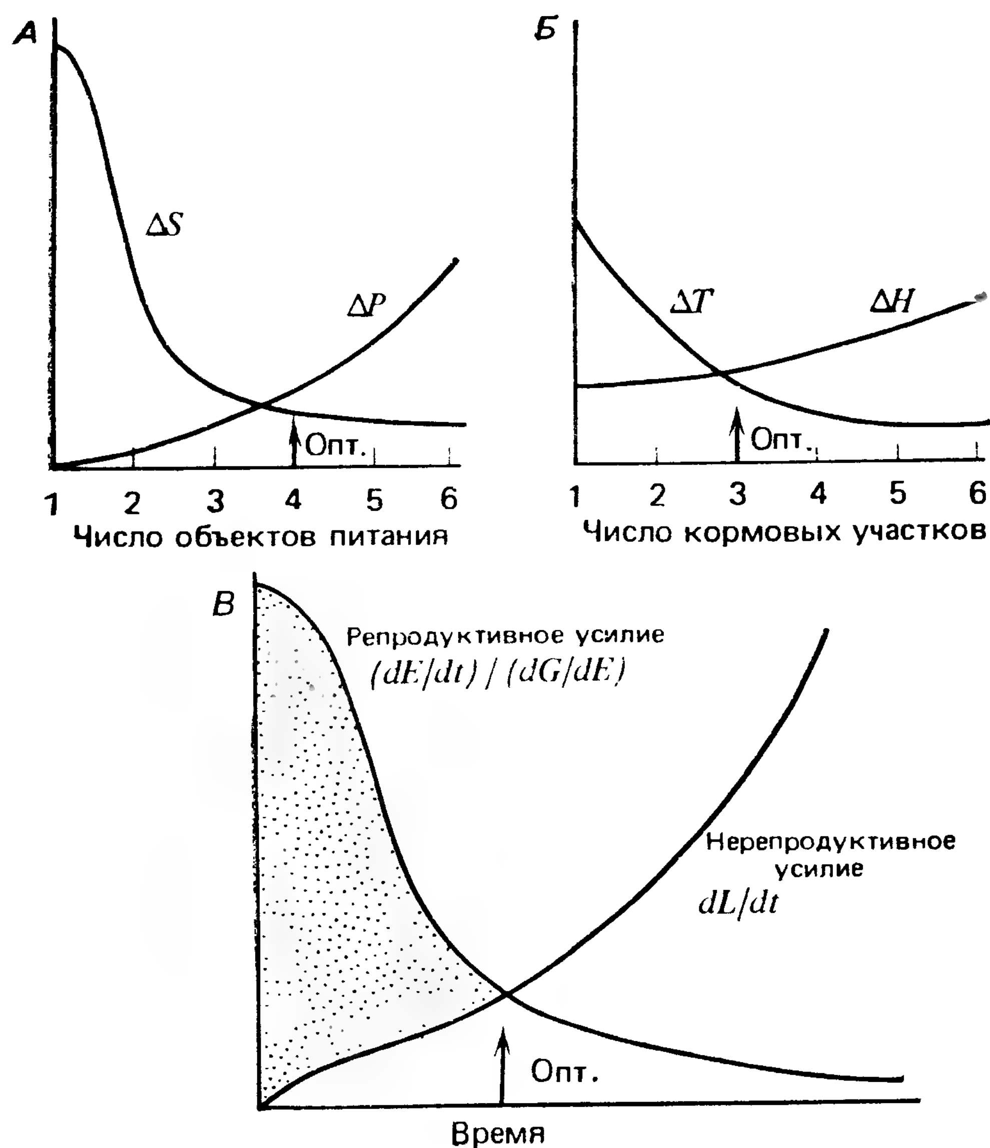


Рис. 6.24. Модели оптимизации стоимости и доходов. Объяснения см. в тексте.

пищевым объектом из многих возможных, то им потребуется затрачивать больше усилий на отыскание каждой жертвы, чем если бы они питались любым из шести объектов (кривая ΔS на рис. 6.24, *А*). Но при увеличении числа объектов питания растут затраты на преследование (одни объекты трудно поймать, другие слишком малы) (кривая ΔP). Оптимальное соотношение дохода и затрат достигается в точке пересечения восходящей и нисходящей кривых, в нашем гипотетическом случае — при питании на четырех объектах (рис. 6.24, *А*). Взаимодействия с другими видами или другими факторами среды могут сдвинуть оптимум в любом направлении. Конкуренция с другими видами может привести наше гипотетическое животное к «специализации» на питании только одним объектом, если это дает ему преимущество в конкуренции. Или же такой отбор может давать преимущество, когда пищи много. Тогда условия будут диктовать, что лучшая стратегия — это стратегия «генералиста». Пример смещения пищевой избирательности будет приведен ниже.

Из рис. 6.24, *Б* видно, что охотничье усилие ΔH возрастает по мере увеличения числа используемых участков для поиска пищи, но это уравновешивается уменьшением времени перехода ΔT для поимки одного объекта. И вновь оптимум представляет собой компромисс между противоположными тенденциями; в описываемой ситуации это три изолированных охотничьих участка.

Более общая модель приведена на рис. 6.24, *В*. Здесь по мере увеличения времени, затрачиваемого на добывание энергии (пищи), репродуктивный выход единицы энергии снижается, а нерепродуктивный — растет (в обоих случаях монотонно). Область максимального репродуктивного выхода на рисунке покрыта точками, а оптимальное время питания, обеспечивающее благоприятный баланс между двумя необходимыми путями расхода энергии, вновь соответствует пересечению кривых.

Как отмечалось в разд. «Определения», виды с высоким биотическим потенциалом (r) отбираются обычно в ненасыщенной или неопределенной среде, подверженной периодическим стрессам (таким, как штормы, засухи и т. д.). Виды, у которых энергия распределяется в пользу поддержания и повышения конкурентной способности, чувствуют себя лучше при плотности, равной K (насыщение), или при стабильных физических условиях (мала вероятность сильных неблагоприятных возмущений). По другому пути идут виды, рост популяций которых описывается J-образной кривой. Это хорошие пионерные виды, которые могут быстро использовать нетронутые или недавно накопленные ресурсы, они упруго реагируют на различного рода нарушения. Медленно растущие виды и популяции лучше адаптированы к зрелым сообществам и более устойчивы, но менее упруго реагируют на нарушения (вспомните обсуждение резистентной и упругой устойчивости в гл. 2, разд. 6).

Общая модель r- и K-отбора, предложенная Мак-Артуром (MacArthur, 1972), показана на рис. 6.25. На рисунке X_1 и X_2 обозначают два конкурирующих генетических аллеля, однако они могут также обозначать виды. В области A (слева от точки C), где плотность низка, а пищи (или света и биогенных элементов в случае растений) много, побеждает быстрее размножающийся вид или аллель X_2 (dX/Xdt — удельная скорость роста, как описано в разд. 2), т. е. мы имеем дело с r-отбором. В области B (справа от точки C) вид X_1 растет быстрее, чем X_2, и поэтому побеждает, т. е. имеет место K-отбор. Мак-Артур отмечает, что K-отбор преобладает в тропиках с относительно слабо выраженной сезонностью, тогда как r-отбор преобладает в умеренных зонах, где сезонность хорошо выражена; в таких условиях численность популяции растет экспоненциально, а затем следует ее катастрофический спад.

На величину выводка у птиц (число яиц или молоди за репродуктивный период) влияют не только смертность и выживание, она зависит также от r- и K-отбора (см. Lack, 1966, 1968; Cody, 1966; Hutchinson, 1975, гл. 3). У оппортунистических видов выводки больше, чем у сбалансированных, что видно при сравнении птиц умеренной зоны и тропиков.

Обозначение вида как r- или K-стратега может быть ошибоч-

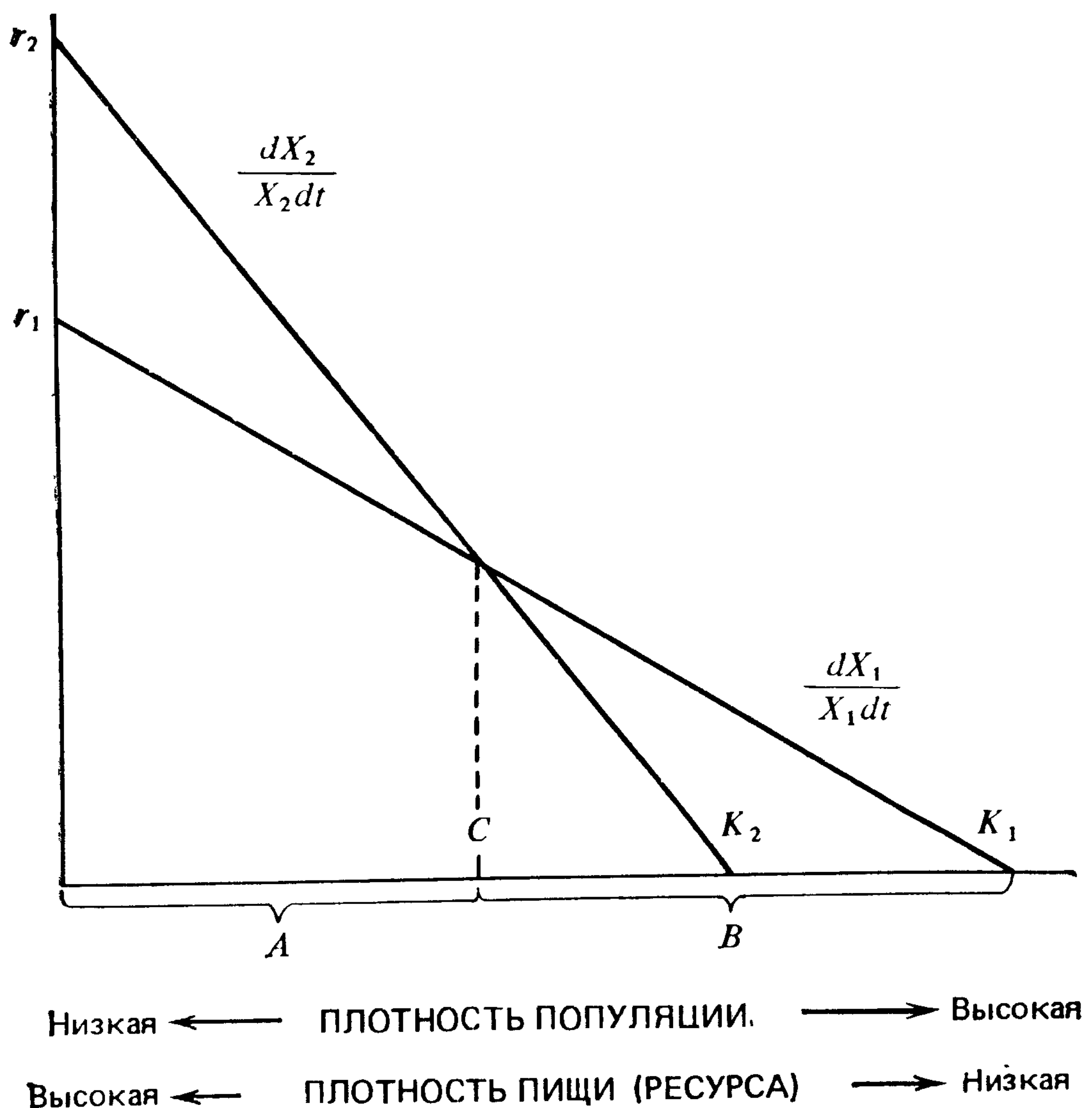


Рис. 6.25. Модель *r*- и *K*-отбора Мак-Артура (MacArthur, 1972). Скорости размножения двух аллелей (или видов) изображены в виде функций плотности популяции и ресурса. Когда плотность превышает *C*, а ресурсов мало, X_1 растет быстрее, чем X_2, но X_2 растет быстрее и «победит» в естественном отборе, если плотность ниже *C*. В соответствии с этим *A* представляет собой область *r*-отбора, а *B* — область *K*-отбора.

ным из-за чрезмерного упрощения классификации, поскольку многие популяции изменчивы в этом смысле или занимают промежуточное положение. Однако Пианка (Pianka, 1970) считает, что в природе наблюдается бимодальность относительнэ *r*- и *K*-отбора, связанная с размерами тела и временем генерации. Он утверждает, что любая из стратегий (либо *r*, либо *K*) обладает преимуществом по сравнению с любым компромиссом. Шеффер (Schaeffer, 1976) попытался уточнить эту концепцию, оценивая преимущества и недостатки размножения на разных стадиях и в разное время жизненного цикла.

Левинс (Levins, 1968) в книге «Эволюция в меняющейся среде» пришел к заключению, что специализация в эволюции видов ограничивается неопределенностью среды обитания. Для отбора в нестабильных условиях лучше быть «генералистом» и обладать высокой r_{max}. Сообщества в таких условиях могут быть только очень слабо организованными. Специализация и организация могут подняться до высокого уровня лишь тогда, когда непредсказуемость среды мала (согласно Левинсу). До каких пределов могут совместно действующие группы популяций и сообществ

снизить вариабельность среды и открыть тем самым путь для формирования организации более высокого уровня, как это иногда (но не всегда) происходит в человеческом обществе? Этот вопрос остается пока без ответа.

Примеры

Аспекты распределения энергии в связи с трофическими уровнями, размером организма, наличием или отсутствием терморегуляции обсуждались в гл. 3, разд. 4 (см., в особенности, модель универсального потока энергии на рис. 3.12). Более частный случай представлен в табл. 6.6, где сравниваются пути распределения ассимилированной энергии (*A* на рис. 3.12) между продукцией *P* (рост и размножение) и дыханием *R* (поддержание) у четырех видов, представляющих хищников и растительноядных, а также позвоночных и членистоногих. В общем хищники (болотные крапивники и пауки-охотники) тратят больше ассимилированной энергии на поддержание (добывание пищи, защита территории и т. д.), чем растительноядные (хлопковые крысы и гусеницы). Сходным образом крупные эндотермные животные (теплокровные позвоночные) в отличие от мелких экзотермных (членистоногих) направляют большую часть ассимилированной энергии на дыхание. Мак-Нейл и Лоутон (McNeil, Lawton, 1970) отмечают, что у водных видов стоимость дыхания выше, чем у наземных видов, однако на вопрос о том, является ли это различие основным и почему так должно быть, ответа до сих пор не получено.

Таблица 6.6. Распределение ассимилированной энергии между продукцией (рост и размножение) и дыханием (поддержание)

	Количество ассимилированной энергии (%), идущей на		Источник данных
	дыхание	продукцию	
Эндотермные позвоночные			
Болотный крапивник (насекомоядный)	99	1	Kale, 1965
Хлопковая крыса (растительноядная)	87	13	Randolph et al., 1977
Экзотермные членистоногие			
Пауки-волки (хищники)	75	25	Hymphreys, 1978
Гороховая тля (растительноядная)	42	58	Randolph et al., 1977

Интересно сравнить распределение энергии у пауков-охотников и тенетников. Поскольку паутина содержит много белка, на синтез шелка затрачивается много энергии, но многие пауки используют шелк повторно, съедая старую паутину при постройке новой. Таким образом, цена паутины снижается. Пиколл и Витт (Peacall, Witt, 1976) установили, что на образование шелка у одного из пауков, который реутилизирует свою паутину, тратится примерно четвертая часть того количества калорий, которые израсходованы па работу по строительству паутины и ее регулярному ремонту. Общая энергетическая стоимость паутины составляет около половины основного потребления энергии, и это меньше, чем затраты на охоту у некоторых не строящих паутины видов. Возможно, это урок для человека: вид, который конструирует дорогостоящие и сложные механизмы, может удешевить их путем повторного использования материалов.

Теория, согласно которой хищник оптимизирует энергетику дохода и затрат, выбирая наиболее благоприятный размер жертвы в зависимости от общего обилия пищи, была экспериментально проверена и подтверждена Вернером и Холлом (Werner, Hall, 1974). Эти исследователи предлагали ушастым окуням в разных комбинациях ветвистоусых рачков разной величины и регистрировали размеры избираемой окунями жертвы. Когда абсолютное количество пищи было невелико, съедались подряд жертвы всех размеров. При возрастании количества пищи рыбы выедали наиболее крупных рачков, не трогая представителей мелких размерных классов. Таким образом, при увеличении количества пищи (и наоборот, когда пищи становится мало) рыбы способны менять стратегию, становясь из «генералистов» «специалистами».

Для иллюстрации *r*- и *K*-отбора приведем два примера: амброзию, которая растет по залежам и другим недавно нарушенным местообитаниям, и травянистое растение *Dentaria laciniata*, обитающее в относительно стабильном нижнем ярусе леса. Эти растения сравниваются по продукции семян и максимальному репродуктивному усилию в табл. 6.7. Амброзия продуцирует примерно в 50 раз больше семян, чем *Dentaria*, и тратит значительно бóльшую долю чистой энергии на размножение.

Золотарник дает пример целого ряда репродуктивных стратегий, промежуточных между крайними стратегиями *r*- и *K*-отбора. На рис. 6.26 приведены данные, характеризующие репродуктивное усилие и накопление биомассы для шести популяций четырех видов золотарника рода *Solidago*. У популяции вида *1*, который растет на сухих открытых полях и нарушенных местообитаниях, поддерживающая биомасса листьев мала и около 45% чистой продукции направлено на образование репродуктивных тканей. Популяция *6*, встречающаяся во влажных лиственных лесах, напротив, вкладывает бóльшую часть энергии в листья и

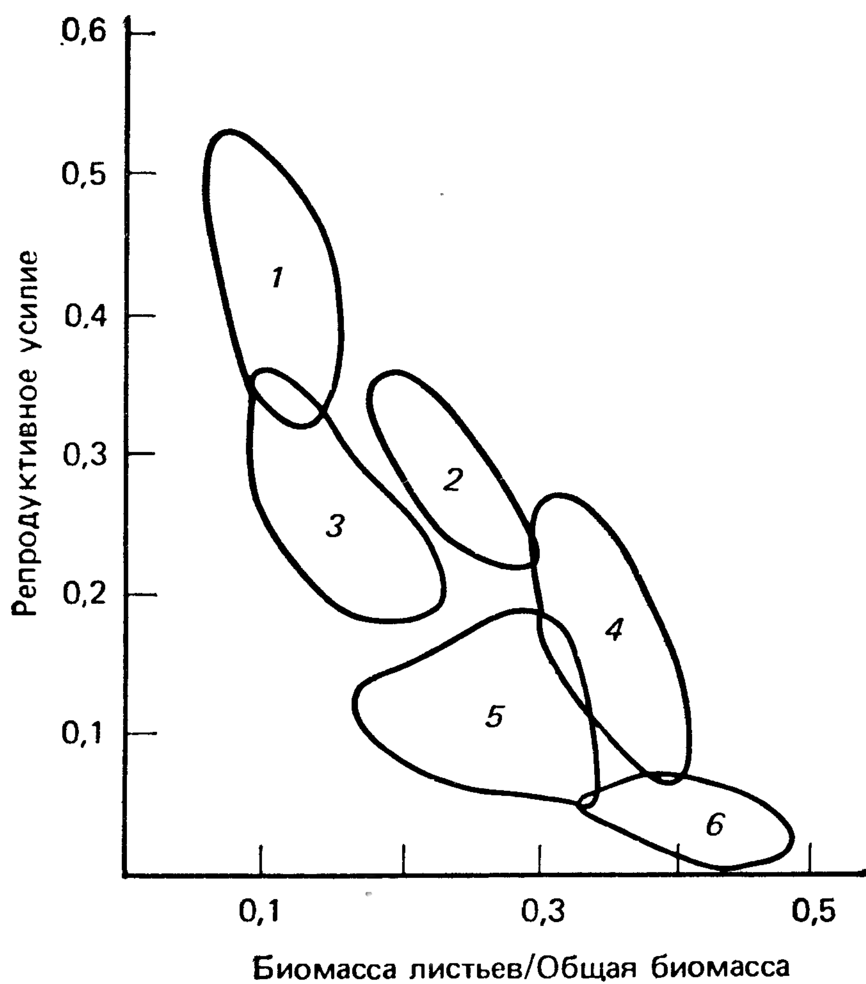


Рис. 6.26. Репродуктивное усилие (отношение сухой массы репродуктивных тканей к общей сухой массе надземных тканей) как функция отношения массы листьев к общей массе в шести популяциях четырех видов золотарника (*Solidago*). Популяция *1* принадлежит виду, который растет на сухих открытых полях или нарушенных почвах; популяция *6* встречается во влажных лиственных лесах, остальные популяции занимают промежуточные по влажности и стабильности местообитания. (По Abrahamson, Gadgil, 1973.)

только 5% затрачивает на размножение. Другие популяции встречаются в промежуточных по влажности и стабильности местообитаниях и в соответствии с этим распределяют энергию в промежуточных пропорциях.

Таблица 6.7. Противоположные стратегии размножения двух травянистых растений, а также полевого и лесного сообществ, в которых они растут: пример r- и K-отбора (Newell, Tramer, 1978)

Сообщество	Среднее число семян в расчете на 1 особь	Наибольшее репродуктивное усилие (сухая масса репродуктивных структур по отношению к общей сухой массе)
Однолетнее поле		
Ambrosia artemisifolia	1190	0,30
Среднее для доминантов	—	0,21
Остальное сообщество	—	0,24
Лес		
Dentaria laciniata	24	0,01
Среднее для доминантов	—	0,05
Остальное сообщество	—	0,05

Солбриг (Solbrig, 1971) описал случай, когда и *r*-, и *K*-стратеги встречаются у одного и того же вида. У обычного одуванчика (*Taraxacum officinale*) имеется несколько линий, или вариететов, различающихся по генотипам, контролирующим распределение энергии. Растения одной линии первыми занимают нарушенные местообитания и продуцируют много мелких рано созревающих семян. Растения другой линии встречаются в менее нарушенных местообитаниях, больше энергии направляют в листья и стебли и продуцируют относительно меньше поздно созревающих семян. Если обе линии произрастают на хорошей почве, то более плодовитая линия оказывается затененной менее плодовитой. Таким образом, первая линия лучше приспособлена для заселения новых местообитаний и считается *r*-стратегом; вторая линия характеризуется лучшей конкурентоспособностью, и ее следует считать *K*-стратегом.

Хотя вариабельность и нарушение местообитаний должны благоприятствовать *r*-стратегам, это не значит, что *K*-стратеги исчезают.

В адаптированных к пожарам сообществах, например в сообществах калифорнийского чапараля (гл. 5, разд. 5), растения запасающие большое количество энергии в подземных частях и размножающиеся побегами, приспособлены к переживанию периодических пожаров так же хорошо, как растения, вкладывающие свое будущее в семена (см. Carpenter, Recher, 1979).

Другие примеры распределения энергии в растительном царстве приведены в работах Харпера (Harper, 1977) и Гэджила и Солбрига (Gadgil, Solbrig, 1972).

11. Интеграция: особенности и тактика жизненного цикла

Определения

Давление отбора, обусловленное влиянием физических факторов окружающей среды и биотическими взаимодействиями, формирует определенный тип жизненного цикла так, что каждый вид приобретает адаптивную комбинацию популяционных особенностей, о которых мы уже говорили в предыдущих разделах этой главы. Каждый вид характеризуется уникальным, присущим только ему жизненным циклом, тем не менее мы можем выделить несколько основных типов жизненных циклов и предсказать с определенной точностью, какой комбинацией специфических особенностей будут обладать организмы, обитающие в определенных условиях.

Объяснения и примеры

Стирнс (Stearns, 1967) приводит четыре характерные особенности жизненного цикла, которые играют ключевую роль в тактике выживания: 1) величина выводка (число семян, яиц, молоди или других потомков); 2) размеры молодой особи (при рождении, вылуплении или прорастании); 3) возрастное распределение репродуктивного усилия и 4) соотношение репродуктивного усилия и смертности взрослых (особенно соотношение смертности молоди и взрослых). Теории, позволяющие предсказывать ту или иную тактику выживания, были предложены Гэджилом и Боссертом (Gadgil, Bossert, 1970), Стирнсом (Stearns, 1976) и другими:

1. В тех случаях, когда смертность взрослых выше, чем смертность молоди, вид может размножаться только один раз на протяжении жизненного цикла, и соответственно в тех случаях, когда смертность выше у молоди, организм должен размножаться несколько раз.

2. Величина выводка должна максимизировать число потомков, доживших до половой зрелости за среднее время жизни родителя. Так, птицам, гнездящимся на земле, необходима кладка в 20 яиц, чтобы обеспечить непрерывность поколений, тогда как птицам, гнездящимся в пещерах и других защищенных местах, достаточно намного меньшей кладки.

3. В увеличивающейся популяции (на восходящей ветви кривой роста) отбор должен минимизировать возраст полового созревания (организмы должны размножаться в более раннем возрасте). В стабильных популяциях (на уровне несущей емкости среды или K) процесс полового созревания должен быть более длительным. Этот принцип соблюдается в популяциях человека; в странах с быстро растущим населением семья обзаводится детьми в более раннем возрасте, тогда как в странах со стабильной численностью населения обзаведение детьми откладывается на более поздний возраст.

4. Там, где существует риск быть съеденным хищником или имеется очень мало ресурсов, или действуют одновременно два этих фактора, новорожденные должны быть крупными; если же ресурсы легкодоступны, давление хищников или конкурентов незначительно, то размеры молоди уменьшаются.

5. В растущей популяции, в общем, не только снижается возраст начала размножения, которое приурочено к ранним периодам жизненного цикла, но также увеличивается число потомков в помете и бо́льшая часть потока энергии направляется на размножение. Это сочетание биологических особенностей рассматривается как тактика r-отбора, описанная в разд. 10. В стабильной популяции следует ожидать противоположной комбинации признаков, иными словами, в такой популяции действует K-отбор.

6. Если ресурсы жестко не лимитированы, то размножение начинается в раннем возрасте.

7. Сложные жизненные циклы с личиночными стадиями позволяют видам использовать больше чем одно местообитание или один пищевой ресурс.

Сравнение двух крайних типов флор — пустынной флоры и флоры влажных тропических лесов — дает нам представление о преобладании основных черт жизненных циклов в различных типах экосистем. В пустынях преобладают однолетние растения, поскольку выживание многолетников очень затруднено из-за длительного засушливого периода. Напротив, в дождевых тропических лесах условия благоприятствуют жизненным циклам многолетников, так как интенсивная конкуренция и выедание семян сильно снижают выживание сеянцев. Этот случай можно рассматривать как пример первой из перечисленных выше прогностических теорий.

Связь между размерами новорожденных особей и давлением хищников иллюстрируется сравнением антилоп и медведей: молодые особи у антилоп крупнее (по отношению к размерам тела взрослого животного), чем у медведей. Молодые антилопы могут следовать за табуном уже через несколько часов после рождения, тогда как медвежата должны долгое время находиться под защитой матери.

Интерес экологов к стратегиям жизненных циклов восходит к одной из первых в этой области работ Ла Монт Коула (LaMont Cole, 1954), озаглавленной «Популяционные следствия феномена жизненного цикла». Эта работа рекомендуется для чтения наряду с работой Чарнова и Шеффера (Charnov, Schaffer, 1973), в которой повторно рассматривается теория Коула.

ГЛАВА 7

Популяции в сообществах

1. Типы взаимодействия между двумя видами

Определения

Взаимодействия популяций двух видов теоретически можно выразить в виде следующих комбинаций символов: 00, ——, ++, +0, —0 и +—. Три из них (++, —— и +—) в свою очередь обычно подразделяются, и в результате мы получаем девять основных типов взаимодействий (см. схему классификации Haskel, 1949, в адаптации Burkholder, 1952): 1) *нейтрализм*, при котором ассоциация двух популяций не сказывается ни на одной из них; 2) *взаимное конкурентное подавление*, при котором обе популяции активно подавляют друг друга; 3) *конкуренция за общий ресурс*, при которой каждая популяция косвенно отрицательно воздействует на другую в борьбе за дефицитный ресурс; 4) *аменсализм*, при котором одна популяция подавляет другую, но сама не испытывает отрицательного влияния; 5) *паразитизм* и 6) *хищничество*, при которых одна популяция неблагоприятно воздействует на другую, нападая непосредственно на нее, но тем не менее сама зависит от объекта своего нападения; 7) *комменсализм*, при котором одна популяция извлекает пользу из объединения, а для другой это объединение безразлично; 8) *протокооперация*, при которой обе популяции получают от ассоциации выгоду, но эти отношения не обязательны, и 9) *мутуализм*, при котором связь популяций благоприятна для роста и выживания обеих, причем в естественных условиях ни одна из них не может существовать без другой. Все эти типы взаимодействий приведены в табл. 7.1.

Следует подчеркнуть три принципа, основанные на этих категориях:

1. Негативные взаимодействия проявляются на начальных стадиях развития сообщества или в нарушенных природных условиях, где высокая смертность нейтрализуется r-отбором.

Таблица 7.1. Анализ взаимодействий популяций двух видов[1]

Тип взаимодействий[2]	Виды 1	Виды 2	Общий характер взаимодействия
1. Нейтрализм	0	0	Ни одна популяция не влияет на другую
2. Конкуренция, непосредственное взаимодействие	—	—	Прямое взаимное подавление обоих видов
3. Конкуренция, взаимодействия из-за ресурсов	—	—	Непрямое подавление при дефиците общего ресурса
4. Аменсализм	—	0	Популяция 2 подавляет популяцию 1, но сама не испытывает отрицательного воздействия
5. Паразитизм	+	—	Популяция паразита (1) состоит из меньших по величине особей, чем популяция хозяина (2)
6. Хищничество (и поедание растений)	+	—	Особи хищников (1) обычно крупнее, чем особи жертвы (2)
7. Комменсализм	+	0	Популяция 1, комменсал, получает пользу от объединения; популяции 2 это объединение безразлично
8. Протокооперация	+	+	Взаимодействие благоприятно для обоих видов, но не обязательно
9. Мутуализм	+	+	Взаимодействие благоприятно для обоих видов и обязательно

[1] 0 означает отсутствие значимых взаимодействий; + означает улучшение роста, выживания и другие выгоды для популяции (к уравнению роста прибавляется положительный член); — означает замедление роста и ухудшение других характеристик (к уравнению роста добавляется отрицательный член).

[2] Типы 2—4 можно считать «отрицательными взаимоотношениями», типы 7—9 — «положительными взаимоотношениями», а типы 5 и 6 можно относить к обеим этим группам.

2. В процессе эволюции и развития экосистем обнаруживается тенденция к уменьшению роли отрицательных взаимодействий за счет положительных, повышающих выживание взаимодействующих видов.

3. В недавно сформировавшихся или новых ассоциациях вероятность возникновения сильных отрицательных взаимодействий больше, чем в старых ассоциациях.

Объяснения

Одна популяция часто влияет на скорость роста или смертность другой. Так, члены одной популяции могут поедать членов другой популяции, конкурировать с ними за пищу, выделять вредные вещества или взаимодействовать с ними другим способом. Точно так же популяции могут быть полезными друг для друга,

причем польза в одних случаях оказывается обоюдной, а в других — односторонней. Как было отмечено в предыдущем разделе и показано в табл. 7.1, взаимодействия такого рода подразделяются на несколько категорий.

Все эти популяционные взаимодействия можно изучать на примере некоего среднего сообщества. Тип взаимодействий конкретной пары видов может изменяться в различных условиях или в зависимости от стадии жизненных циклов. Так, в одно время у двух видов может быть выявлен паразитизм, в другое время — комменсализм, а в какой-то третий период жизни они могут быть полностью нейтральны друг к другу. Упрощенные сообщества и лабораторные эксперименты позволяют экологам получать всего один из многих типов взаимодействий и изучать его количественно. Дедуктивные математические модели, построенные на основе таких исследований, дают возможность анализировать факторы, которые обычно трудно отдифференцировать один от другого.

Мы уже говорили в предыдущей главе о том, что для выяснения действий различных факторов в сложных природных ситуациях, а также для более точного определения понятий и большей четкости рассуждений полезно пользоваться «моделями» в форме уравнений. Если рост одной популяции можно описать с помощью уравнения, то влияние другой популяции можно выразить членом, который изменяет рост первой популяции. В зависимости от типа взаимодействия в уравнение можно подставлять разные члены. Например, при наличии конкуренции скорость роста каждой популяции равна скорости нелимитируемого роста минус влияние собственной численности (которое растет с ростом численности популяции) и минус величина, характеризующая отрицательное влияние другого вида, N_2 (которая также растет по мере роста численностей обоих видов N_1 и N_2), или

$$\frac{dN_1}{dt} = rN_1 - \frac{r}{K}N_1^2 - CN_2N_1$$

Скорость роста	=	Нелимитируемый рост	—	Влияние собственной численности	—	Отрицательное влияние другого вида

Нетрудно видеть, что это по существу то же логистическое уравнение, которое было приведено на с. 34, с той лишь разницей, что в нем имеется дополнительный член «минус отрицательное влияние другого вида». Взаимодействие такого рода может привести к разным последствиям. Если величина C мала для обоих видов, так что ингибирующее межвидовое влияние меньше соответствующих внутривидовых влияний, то скорость роста и, вероятно, окончательная плотность обоих видов будут всего лишь несколько снижены, но оба вида, по-видимому, будут сосуществовать; иными словами, межвидовые взаимодействия будут иметь

меньшее значение, чем внутривидовая конкуренция. Точно так же если для видов характерен экспоненциальный рост (в уравнении отсутствует член, соответствующий самоограничению численности), то сглаживание кривой роста может произойти вследствие межвидовой конкуренции; популяция, следовательно, ускользает от закономерности собственного роста. Однако если C велико, то вид, оказывающий наибольшее влияние, либо уничтожит своего конкурента, либо вынудит его занять другое местообитание. Таким образом, теоретически виды, обладающие сходными потребностями, не могут жить совместно, так как велика вероятность возникновения сильной конкуренции и элиминации одного из них. В следующем разделе мы рассмотрим, как реализуются те возможности, на существование которых указывают наши модели.

Когда виды двух взаимодействующих популяций оказывают друг на друга благоприятное, а не повреждающее влияние, в уравнение вводят положительный член. В таких случаях обе популяции растут и процветают, достигая равновесных уровней, что благоприятно для обоих видов. Если для роста и выживания каждой из популяций необходимо их взаимное влияние друг на друга, то такие взаимоотношения называются мутуализмом. Если же, с другой стороны, эти благоприятные влияния лишь вызывают увеличение размеров популяции или скорости ее роста, но не являются необходимыми для ее роста и выживания, то такое взаимодействие соответствует кооперации или протокооперации. (Поскольку такая кооперация не есть следствие сознательной или «разумной» деятельности, предпочтительнее пользоваться последним термином.) И мутуализм, и протокооперация приводят к сходному результату: рост популяции в отсутствие другой либо замедлен, либо равен нулю. По достижении равновесия обе популяции продолжают сосуществовать, обычно сохраняя определенное соотношение.

Рассмотрение популяционных взаимодействий так, как это сделано в табл. 7.1 или на основе уравнений роста, позволяет избежать противоречий, нередко возникающих при обсуждении терминов или определений как таковых. Например, термин «симбиоз» иногда употребляют в том же смысле, что и мутуализм, а иногда его понимают более широко, включая в него также комменсализм и паразитизм. Поскольку слово симбиоз буквально означает «жить вместе», мы используем его в этой книге в широком смысле, безотносительно к природе взаимосвязи. Термин «паразит» многие используют применительно к любому мелкому организму, живущему на поверхности или внутри другого организма, независимо от того, положительно, отрицательно или безразлично его влияние. В таком же смысле трактуется и предмет науки паразитологии. Для одного и того же типа взаимодействий

предлагались разные термины, что только увеличивало путаницу. Однако, когда отношения представлены в виде схемы, обычно не остается сомнений, к какому типу относить рассматриваемое взаимодействие; слово или «ярлык» оказывается в таком случае вторичным относительно механизма и его результата.

Обратите внимание на то, что слово «вредоносный» не использовалось в описании отрицательных взаимодействий. Конкуренция и хищничество снижают скорость роста популяций, испытывающих эти влияния, но этот эффект не обязательно вреден, если рассматривать его с точки зрения выживания популяции на протяжении длительного времени или с точки зрения ее эволюции. Отрицательные взаимодействия фактически могут ускорять естественный отбор, приводя к возникновению новых адаптаций. Хищники и паразиты часто полезны для популяций, не имеющих механизмов саморегуляции для предотвращения перенаселения, следствием которого могло бы быть самоуничтожение таких популяций.

2. Конкуренция и сосуществование видов

Определения

В самом широком смысле конкуренция — это взаимодействие двух организмов, стремящихся получить один и тот же ресурс. Межвидовая конкуренция — это любое взаимодействие между популяциями двух или более видов, которое неблагоприятно сказывается на их росте и выживании. Как показано в табл. 7.1, она может проявляться в двух формах. Тенденция к экологическому разделению, наблюдаемая при конкуренции близкородственных или сходных в иных отношениях видов, известна как *принцип конкурентного исключения.* Вместе с тем конкуренция способствует возникновению в процессе отбора многих адаптаций, что приводит к увеличению разнообразия видов, сосуществующих в данном пространстве или сообществе.

Объяснения

О межвидовой конкуренции написано много и экологами, и генетиками, и эволюционистами. В большинстве случаев слово «конкуренция» применяется в ситуациях, в которых отрицательные взаимодействия являются следствием уменьшения ресурсов, используемых обоими видами. Более непосредственные взаимодействия, такие, как взаимное хищничество или выделение вредных веществ, следует отнести к другой категории (табл. 7.1), хотя для ее обозначения и нет общепринятого термина. Однако термин

аллелопатия (введенный в разд. 4, гл. 2) теперь широко применяется для обозначения такого типа взаимодействия, когда один из конкурирующих видов выделяет химические посредники (Уиттэкер (Whittaker, 1970) назвал их аллелопатическими веществами), которые обеспечивают конкурентное преимущество одного вида перед другим.

Конкурентное взаимодействие может касаться пространства, пищи или биогенных элементов, света, неиспользованных веществ, зависимости от хищников, подверженности болезням и т. д. и многих других типов взаимодействий. Результаты конкуренции представляют огромный интерес; они были многократно исследованы как один из механизмов естественного отбора. Межвидовая конкуренция, независимо от того, что лежит в ее основе, может привести либо к установлению равновесия между двумя видами, либо, при более жестокой конкуренции, к замене популяции одного вида популяцией другого, либо к тому, что один вид вытеснит другой в иное место или же заставит его перейти на использование иной пищи. Неоднократно отмечалось, что близкородственные организмы, ведущие сходный образ жизни и обладающие сходной морфологией, не обитают в одних и тех же местах. Если же они живут в одном месте, то часто используют разные ресурсы или активны в разное время. Объяснение экологического разделения близкородственных (или сходных в иных отношениях) видов получило известность как *принцип Гаузе*, по имени русского биолога, который в 1932 г. впервые подтвердил его существование экспериментально (см. рис. 7.2), или как *принцип конкурентного исключения* (Harden, 1940).

К числу наиболее широко обсуждавшихся в литературе теоретических проблем, относящихся к явлению конкуренции, относятся закономерности, получившие название уравнений Лотки—Вольтерра (эти модельные уравнения были предложены Лоткой и Вольтерра независимо друг от друга в 1925 и 1926 гг.). Эти уравнения представляют пару дифференциальных уравнений, сходных с уравнением, приведенным в предыдущем разделе. Такие уравнения можно использовать для моделирования систем хищник—жертва, паразит—хозяин, конкуренции и других типов взаимодействия между двумя видами. В случае конкуренции в ограниченном пространстве, где для каждой популяции имеется определенный уровень равновесия, характеризуемый величиной K, уравнения одновременного роста двух популяций, основанные на логистическом уравнении, можно записать так:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1},$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2},$$

где N_1 и N_2 — соответственно численности видов 1 и 2. α — коэффициент конкуренции, характеризующий ингибирующее воздействие вида 2 на вид 1, β соответствует коэффициенту конкуренции, означающему ингибирование вида 2 видом 1. В более общем виде уравнения конкуренции были предложены Вигертом (Wiegert, 1974). В отсутствие убежищ (рефугий) или в других условиях вид, который сильнее ингибирует своего партнера, вытеснит его независимо от того, что коэффициенты конкуренции очень малы по сравнению с соотношениями насыщающих плотностей (K_1/K_2 или K_2/K_1).

Чтобы понять причины конкуренции, необходимо рассматривать не только особенности популяций и условия, определяющие конкурентное исключение, но также ситуации, в которых сосуществуют сходные виды, поскольку в открытых природных системах большое число видов фактически пользуется общими ресурсами. В табл. 7.2 и на рис. 7.1 показана ситуация, которую можно было бы назвать моделью *Tribolium—Trifolium*: эта модель наглядно демонстрирует конкурентное исключение в паре видов

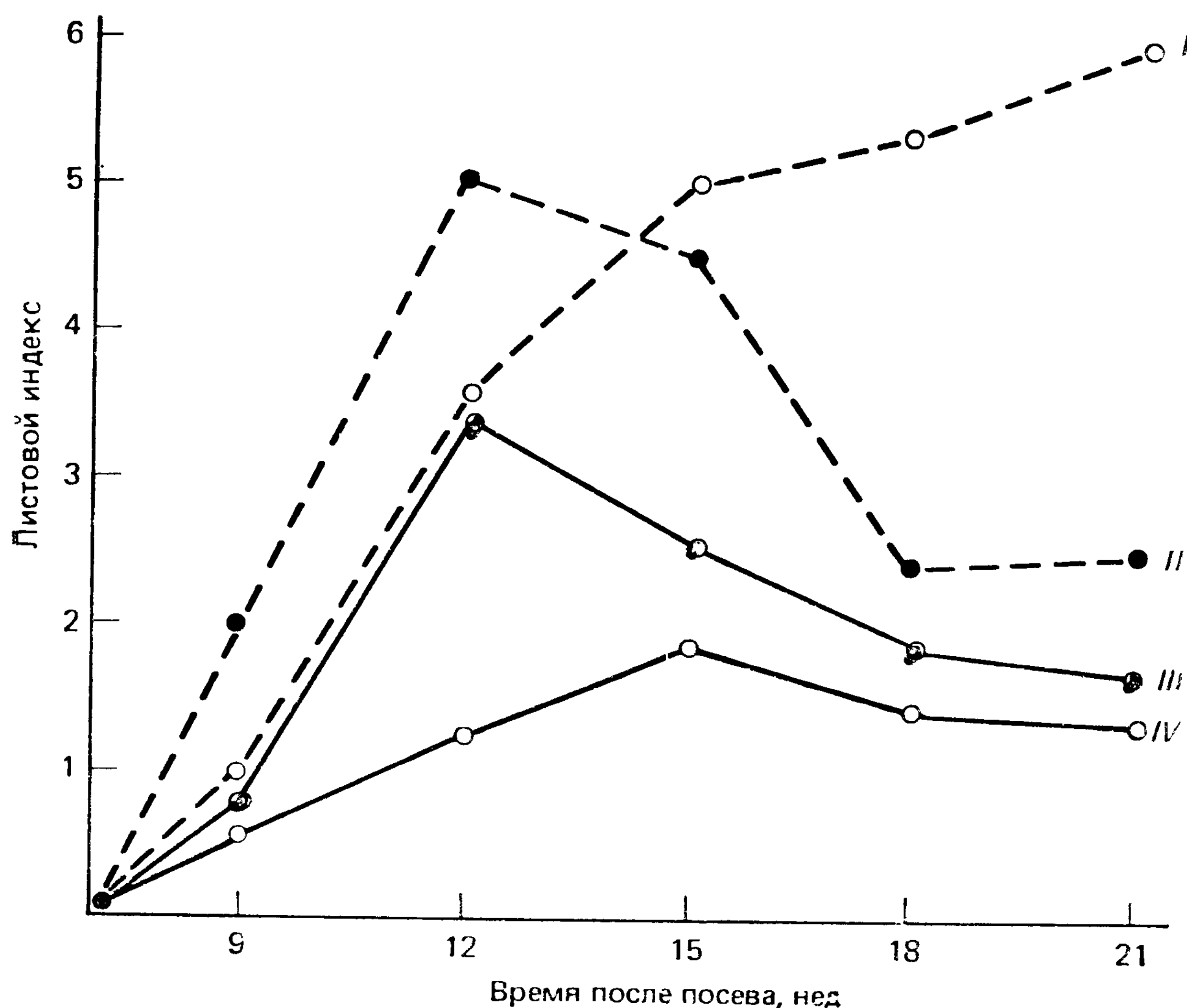


Рис. 7.1. Сосуществование видов клевера (*Trifolium*). На графике показан рост популяций двух видов в чистых (т. е. представленных только одним видом) и смешанных травостоях. Обратите внимание на то, что кривые роста двух видов в чистых травостоях различны и в разное время достигают зрелости. Это и другие различия позволяют видам сосуществовать в смешанных травостоях, но при этом их плотность понижена, так как они в одинаковой степени мешают друг другу. Листовой индекс, который используется для оценки плотности биомассы, представляет собой отношение площади поверхности листьев к поверхности почвы ($см^2/см^2$). *I* — *T. fragiferum*, чистый травостой; *II* — *T. repens*, чистый травостой; *III* — *T. repens*, смешанный травостой; *IV* — *T. fragiferum*, смешанный травостой.

жуков (*Tribolium*) и сосуществование двух видов клевера (*Trifolium*).

Одно из наиболее тщательных и длительных экспериментальных исследований межвидовой конкуренции было проведено в лаборатории покойного доктора Томаса Парка в Чикагском университете. Парк, его студенты и сотрудники работали с мучным хрущаком, в частности с видами рода *Tribolium*. Эти мелкие жуки могут завершить весь свой жизненный цикл в очень простой и однородной среде — в банке с мукой или пшеничными отрубями. В этом случае среда служит одновременно и пищей, и местообитанием личинок и имаго. Если регулярно добавлять свежую среду, то популяция жуков может поддерживаться долгое время. С точки зрения представлений о потоке энергии такую экспериментальную систему можно описать как стабилизированную гетеротрофную экосистему, в которой импорт энергии пищи уравновешивается затратами на дыхание.

Таблица 7.2. Случай конкурентного исключения в популяциях мучного хрущака (*Tribolium*). (По Park, 1954).

«Климат»	Температура, С	Относительная влажность, %	Исход межвидовой конкуренции[1], %	
			Побеждает *T. castaneum*	Побеждает *T. confusun*
Жаркий влажный	34	70	100	0
Жаркий сухой	34	30	10	90
Теплый влажный	29	70	86	14
Теплый сухой	29	30	13	87
Холодный влажный	24	70	31	69
Холодный сухой	24	30	0	100

[1] Каждый из 6 вариантов опытов проведен в 20—30 повторностях. В чистой культуре каждый вид выживает при любых сочетаниях условий, однако при совместном культивировании двух видов выживает только один. В процентах выражено относительное число повторностей, в которых сохранялся только один вид, а другой элиминировался.

Оказалось, что если в этот однородный мирок поместить два разных вида *Tribolium*, то раньше или позже один из видов неизбежно будет элиминирован, тогда как другой будет успешно размножаться. Один вид всегда «побеждает», или, иными словами, два вида *Tribolium* не могут выжить в этом специфическом «одноместном» микрокосме. Относительное число особей каждого вида, первоначально внесенных в культуру (т. е. исходное соотношение особей) не влияет на окончательный результат, однако «климат» экосистемы существенно сказывается на исходе борьбы. Как показано в табл. 7.2, один из видов (*T. castaneum*) всегда побеждает в условиях высокой температуры и влажности,

тогда как другой (*T. confusum*) всегда побеждает в прохладном и сухом «климате», хотя и тот и другой при любом из испытанных сочетаний условий может неопределенно долго существовать в чистой культуре. В промежуточных условиях для каждого вида имеется определенная вероятность оказаться победителем (например, для *T. castaneum* эта вероятность в теплой и влажной среде составляет 0,86). Понять некоторые результаты конкурентного взаимодействия помогает анализ свойств популяции каждого вида в чистой культуре. Например, было обнаружено, что победителем обычно оказывается вид, обладающий в изучаемых условиях намного большей скоростью роста (r), чем другой. Если же величины r для обоих видов различаются не слишком сильно, то вид с более высоким показателем не всегда окажется победителем. Вирусное заболевание в одной из популяций легко может решить исход дела. Финер (Feener, 1981) описал случай, когда конкурентное равновесие между двумя видами муравьев было нарушено паразитическим двукрылым. Кроме того, конкурентоспособность может в значительной степени различаться у различных генетических линий.

Пользуясь данными, полученными в модельных экспериментах на *Tribolium*, легко создать условия, в которых виды не исключали бы друг друга, а сосуществовали. Если культуры попеременно помещать то в жаркие и влажные, то в сухие и холодные условия (для имитации сезонных изменений погоды), преимущество одного вида перед другим будет недостаточно длительным для уничтожения другого. Если бы система культивирования была «открытой» и особей доминирующего вида вынуждали эмигрировать (или их бы удаляли, как это делает хищник) достаточно быстро, то конкуренция оказалась бы настолько слабой, что оба вида могли бы сосуществовать. Существованию могли бы благоприятствовать и многие другие условия.

Интересные эксперименты по конкуренции у растений провел Дж. Л. Харпер и его коллеги из Университетского колледжа Северного Уэльса (см. Harper, 1961; Harper и Clatworthy, 1963; Clatworthy, Harper, 1962). Результаты одного из этих исследований представлены на рис. 7.1. Вследствие различий в характере роста два вида клевера могут сосуществовать в одной и той же среде (при одинаковых условиях освещенности, температуры, на одной и той же почве и т. д.). Из этих двух видов *Trifolium repens* растет быстрее и скорее достигает максимальной облиственности. Однако *T. fragiferum* имеет более длинные черешки и выше посаженные листья, поэтому он может перейти в верхний ярус раньше, чем быстро растущий вид (особенно после того, как скорость роста *T. repens* пошла на убыль), и таким образом избежать затенения. В смешанных травостоях из-за этих особенностей каждый вид ингибирует развитие другого, но оба они

оказываются в состоянии завершить жизненный цикл и дать семена, хотя плотность каждого вида понижена (впрочем, общая плотность в смешанных травостоях двух видов была примерно равна плотности в чистых травостоях). В этом случае оба вида, несмотря на сильную конкуренцию за свет, могут сосуществовать, и это сосуществование обусловлено особенностями морфологии и различиями во времени максимального роста. Харпер (Harper, 1961) пришел к заключению, что два вида растений могут длительно сосуществовать, если их популяции независимо регулируются посредством одного или нескольких из следующих механизмов: 1) различия потребностей в питании (например, бобовые и небобовые); 2) различия причин смертности (например, разная чувствительность к выеданию скотом); 3) чувствительности к различным токсинам и 4) чувствительности к одному и тому же регулирующему фактору (свет, вода и т. д.) в разное время (как в случае только что описанного примера с клевером).

Парк (Park, 1954), Брайен (Brian, 1956) и Кромби (Crombie, 1947) (все работали с мучными хрущаками) впервые стали проводить различие между непрямой конкуренцией, или *эксплуатационной конкуренцией*, и прямой конкуренцией, или *интерференционной конкуренцией.* На основании данных, полученных при изучении головастиков, Стейнуошер (Steinwasher, 1978) пришел к заключению, что эксплуатационная конкуренция сменяется интерференционной конкуренцией при уменьшении количества пищи. Хатчинсон (Hutchinson, 1978) полагает, что интерференционная конкуренция встречается все чаще по мере продвижения вверх по филогенетическому «древу» от примитивных фильтрующих простейших и ветвистоусых, которые обычно конкурируют за захват пищевых частиц, к позвоночным с их развитыми поведенческими механизмами агрессии, территориальности и т. д. Он заключает (как это сделал Слободкин (Slobodkin, 1964) на основе экспериментов по конкуренции у *Hydra*), что оба указанных типа конкуренции перекрываются, но что по теоретическим соображениям полезно различать эти два процесса, так как уравнениям эксплуатационной конкуренции соответствуют графики с прямоугольными изоклинами, тогда как для интерференционной конкуренции характерны криволинейные изоклины. Таким образом, сосуществование более вероятно во втором случае. Более подробные сведения, касающиеся конкуренции, можно найти в книге Хатчинсона (Hutchinson, 1978, гл. 4). Хороший обзор экспериментальных и генетических исследований, выполненных на популяциях *Drosophila*, имеется у Айалы (Ayala, 1972) и Ричмонда и др. (Richmond et al., 1975).

При изучении литературы, посвященной конкуренции, складывается общее впечатление, что в системах, где отсутствуют или

понижены иммиграция и эмиграция, происходит более жестокая конкуренция и более вероятно конкурентное исключение. К числу таких систем следует отнести лабораторные культуры, острова или другие природные ситуации с трудно преодолимыми преградами для входа и выхода. В обычных природных открытых системах вероятность сосуществования выше.

Примеры

Результаты одного из оригинальных экспериментов Гаузе представлены на рис. 7.2. Перед нами классический пример кон-

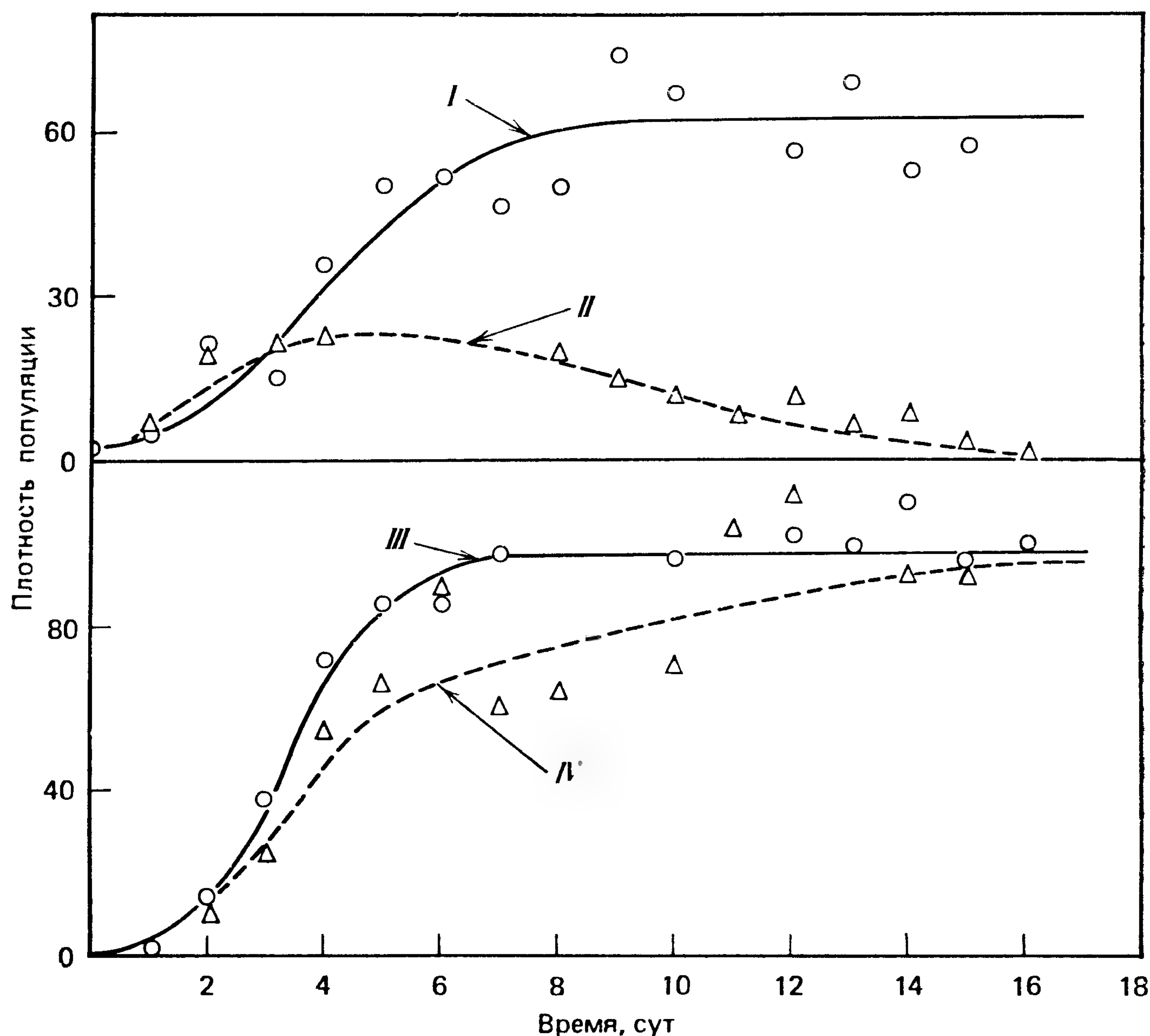


Рис. 7.2. Конкуренция между двумя близкородственными видами простейших, занимающих сходные ниши. В изолированных культурах при постоянном обеспечении пищей рост *Paramecium caudatum (I)* и *Paramecium aurelia (III)* происходит в соответствии с обычной S-образной зависимостью, но при совместном культивировании (*II* и *IV*) *P. caudatum* (*II*) элиминируется. (По Гаузе из Allee et al., 1949.)

курентного исключения. Два близкородственных вида инфузорий *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia* в раздельной культуре с постоянной средой и плотностью организмов, служащих пищей (инфузории питаются бактериями, которые в этих средах не размножаются, и поэтому бактерии вносили в среду через небольшие промежутки времени, поддерживая их плотность на постоян-

ном уровне), росли в соответствии с типичной S-образной зависимостью, причем численность парамеций оставалась постоянной. Однако когда оба вида простейших выращивали в одной культуре, через 16 сут в ней обнаруживалась только *P. aurelia.* При этом ни один из организмов не нападал на другой и не выделял вредных веществ, просто популяции *P. aurelia* отличаются более высокой скоростью роста (более высокой внутренней скоростью естественного роста), и поэтому при заданных условиях ограниченного количества пищи побеждают *P. caudatum* (явная эксплуатационная конкуренция). Однако *Paramecium caudatum* и *Paramecium bursaria* могут выжить и достичь устойчивого равновесия при их совместном культивировании в одной и той же среде. Происходит это потому, что, хотя оба вида и питаются одной и той же пищей, *P. bursaria* занимала часть культурального сосуда, где она могла питаться, не конкурируя с *P. caudatum.* Таким образом, было показано, что местообитания у этих двух видов существенно различались, что позволяло им сосуществовать, несмотря на одинаковую пищу.

Пример конкуренции с прямым подавлением описан Кромби (1947). Он обнаружил, что совместное культивирование в муке *Tribolium* и *Oryzaephilus* (другой род мучных хрущаков) заканчивается уничтожением *Oryzaephilus*, поскольку *Tribolium* активнее истребляет неполовозрелые стадии *Oryzaephilus.* Однако если в муку положить стеклянные трубочки, в которых могут прятаться неполовозрелые особи меньшего по размерам *Oryzdephilus*, то выживут обе популяции. Таким образом, если в среде имеются убежища, позволяющие скрываться от прямого воздействия (в данном случае хищничества), то конкуренция снижается настолько, что сохраняются оба вида.

Но довольно лабораторных примеров. Совершенно очевидно, что скученность в лабораторных экспериментах может быть весьма значительной, что приводит к чрезмерной конкуренции. В полевых исследованиях межвидовая конкуренция была подробно изучена у растений; результаты этих исследований позволили прийти к выводу (в настоящее время этот вывод является общепринятым), что конкуренция — важный фактор, вызывающий смену видов (как будет показано в гл. 8). Кивер (Keever, 1955) описал случай, когда залежь первого года была почти целиком занята чистым травостоем высокого сорняка, в дальнейшем его постепенно вытеснил отсюда другой вид, ранее не известный в этих местах. Эти два вида, хотя и принадлежат к разным родам, имеют очень сходные жизненные циклы (время цветения и созревания семян) и жизненные формы, попадали в условия интенсивной конкуренции. Тщательные последующие исследования этих залежных полей показали, что новый пришелец не вытеснял растущий здесь ранее вид; оказалось, что оба вида сосуществуют,

но их численное соотношение зависит от почвы, времени и степени нарушений.

Мы уже отмечали, что конкуренция между особями одного вида — один из наиболее важных природных факторов, зависящих от плотности. То же самое можно сказать о межвидовой конкуренции. Конкуренция, по-видимому, оказывает огромное влияние на распределение близких видов, хотя зачастую об этом свидетельствуют лишь косвенные данные. Правило Гаузе трудно проверить в природе, используя стандартные методики, упрощающие реальную ситуацию, поскольку на исход конкуренции — сосуществование или исключение — могут влиять многие другие переменные. Тем не менее близкородственные виды или виды с очень сходными потребностями обитают обычно в разных географических областях или разных местообитаниях в одной и той же области либо избегают конкуренции каким-либо иным способом, например благодаря различиям в суточной или сезонной активности или различиям в пище. Вероятно, действие естественного отбора на протяжении длительного времени направлено на то, чтобы исключить или предотвратить продолжительную конфронтацию видов (гл. 8, разд. 4) со сходным образом жизни.

Эволюционный процесс, названный «смещением признаков», может быть причиной морфологических различий, усиливающих экологическое разобщение. Например, в Центральной Европе сосуществует шесть видов синиц (мелкие птицы рода *Parus*); их изоляция друг от друга обусловлена отчасти различиями в местообитаниях, отчасти же различиями в местах кормежки и размерах добычи, что находит отражение в небольших изменениях длины и толщины клюва. В Северной Америке встретить в одной местности более двух видов можно редко, хотя в целом на континенте обитает семь видов. Лэк (Lack, 1969) высказал предположение, что «американские виды синиц находятся на более ранних стадиях эволюции, чем европейские, и имеющиеся у них различия в строении клюва, размерах тела и пищевом поведении — это адаптации к соответствующим местообитаниям, а не адаптации, которые позволили бы им сосуществовать в одном местообитании».

Роль конкуренции в разделении местообитаний схематически иллюстрируется на рис. 7.3. Кривыми показаны границы местообитаний, внутри которых вид может существовать; отмечены также оптимальные и краевые зоны. При наличии конкуренции с близкородственными или экологически сходными видами диапазон местообитаний, возможных для данного вида, сокращается до оптимальных границ (т. е. вид распространяется в наиболее благоприятных для него местообитаниях, в которых он обладает какими-либо преимуществами по сравнению со своими конкурентами). Если же межвидовая конкуренция выражена слабо, то под



Рис. 7.3. Влияние конкуренции на распространение птиц в местообитаниях. Если преобладает внутривидовая конкуренция, то вид широко распространяется, занимая и менее благоприятные (краевые) области. Если же интенсивна межвидовая конкуренция, то распространение ограничивается узкими пределами, где имеются оптимальные условия. (Из Svardson, 1949, с изменениями.)

влиянием внутривидовой конкуренции популяции данного вида расширяют границы своего местообитания.

На островах, которые не заселены потенциальными конкурентами, особенно хорошо прослеживается тенденция к расширению местообитаний. Например, на островах, где отсутствуют лесные полевки (*Clethrionomys*), луговые серые полевки (*Microtus*) часто занимают лесные местообитания (см. Cameron, 1964). Кроуэлл (Crowell, 1962) обнаружил, что на Бермудских островах кардиналы более многочисленны и занимают более краевые по условиям местообитания, так как здесь нет многих из его материковых конкурентов.

Хорошим примером экологического разделения сфер питания могут служить две родственные рыбоядные птицы Великобритании, большой баклан (*Phalacrocorax carbo*) и длинноносый, или хохлатый, баклан (*P. aristotelis*), исследованные Лэком (Lack, 1945). Эти два вида обычно кормятся в одних и тех же водах и гнездятся на одних и тех же обрывах, однако более глубокий анализ показывает, что на самом деле места их гнездовий различаются, а, кроме того, существенные различия выявляются и в составе их пищи (рис. 7.4): длинноносый баклан ловит рыбу, плавающую в верхних слоях воды, тогда как большой баклан добывает пищу в основном у дна, где он ловит камбал и донных беспозвоночных (креветок и др.).

Тот факт, что близкородственные виды в природе четко разграничены, вовсе не означает, что для поддержания этой разобщенности между ними непрерывно должна поддерживаться конкуренция. В процессе эволюции у этих видов могут выработаться различные потребности и предпочтения, и тогда конкурентные отношения между ними прекращаются.



Рис. 7.4. Состав пищи двух близкородственных видов морских птиц, большого баклана (*Phalacrocorax carbo*) и длинноносого, или хохлатого, баклана (*P. aristotelis*), живущих в период размножения в одних и тех же местах. Данные исследований показывают, что, несмотря на сходство местообитаний, пища этих бакланов различна. Таким образом, два вида занимают разные ниши и фактически не конкурируют за пищевые ресурсы. (Из Lack, 1945.)

В Европе, например, один из видов рододендрона *Rhododendron hirsutum* растет на известковых почвах, а другой — *R. farrugineum* — на кислых; ни один из них не может жить на почве противоположного типа, поэтому конкуренция между ними практически отсутствует (Braun-Blanquet, 1932). Тил (Teal, 1958) экспериментально изучил выбор местообитания у манящих крабов (*Uca*), которые встречаются на засоленных маршах обычно порознь. Один вид *U. pugilator* был обнаружен на открытых песчаных отмелях, другой, *U. pugnax*, на илистом грунте, поросшем болотной травой. Тил выявил, что ни один из видов не стремится вторгнуться в местообитание другого, даже если оно и не заселено, потому что каждый из них может рыть норы только в предпочитаемом им субстрате. Отсутствие активной конкуренции, конечно, не означает, что ее следует исключить и в прошлом, когда она, по-видимому, служила фактором, который привел к выработке поведения, поддерживающего сейчас видовую изоляцию.

Три пробные модели, предложенные Филипом (Philip, 1955), могут служить основой для будущих наблюдений, анализа и экспериментальных работ: 1) несовершенная конкуренция, при которой межвидовая конкуренция служит лимитирующим фактором, но не приводит к полной элиминации одного из конкурентов из арены взаимодействия; 2) совершенная конкуренция, описываемая моделями Гаузе и Лотки—Вольтерра, при которой один вид постепенно элиминируется в процессе конкуренции за общий ресурс, и 3) сверхсовершенная конкуренция, при которой эффект

7 Заказ № 1483

подавления очень силен и проявляется немедленно, как, например, при выделении антибиотиков. Наглядный пример прямого подавления или «сверхсильной» конкуренции у растений приведен в следующем разделе.

3. Хищничество, растительноядность, паразитизм и аллелопатия (антибиоз)

Определения

Хищничество и паразитизм — это хорошо известные примеры таких взаимодействий между двумя популяциями, результаты которых отрицательно сказываются на росте и выживании одной популяции и положительно или благоприятно — на другой. Если хищник — первичный консумент (обычно животное), а жертва или «хозяин» — первичный продуцент (растение), то взаимодействие называют *растительноядностью.* Если же одна популяция продуцирует вещества, вредные для конкурирующей популяции, то для такого взаимодействия обычно применяют термин *аллелопатия*, или *антибиоз.* Следовательно, взаимодействия типа +— разнообразны.

В тех случаях, когда взаимодействующие популяции эволюционируют синхронно в относительно стабильной экосистеме, отрицательные эффекты проявляют тенденцию становиться слабее. Иными словами, естественный отбор стремится уменьшить отрицательные влияния или устранить взаимодействие популяций, поскольку продолжительное и сильное подавление популяции жертвы или хозяина популяцией хищника или паразита может привести к вымиранию одной или обеих популяций. Следовательно, наиболее тяжелые разрушительные взаимодействия чаще всего наблюдаются там, где контакт между популяциями возник недавно (две популяции встретились впервые) или когда в экосистеме произошли крупномасштабные или внезапные изменения (может быть, временные), нередко в результате деятельности человека.

Объяснения и примеры

Объективный подход к вопросу о паразитизме и хищничестве (как и к вопросу о других отрицательных взаимодействиях) найти нелегко. Все мы испытываем естественное отвращение к паразитам, будь то бактерии или ленточные глисты. Люди настроены и против всех хищников, хотя человек — самый типичный хищник и основной виновник природных эпидемий. К тому же обвинительный приговор хищнику часто выносится наобум, без вы-

яснения того, действительно ли он вредит интересам человека. «Волк хорош только мертвым» — эта широко распространенная точка зрения, как мы увидим далее, оказывается весьма далекой от истины.

Популяционный подход наиболее объективен при анализе хищничества, паразитизма, питания растениями и аллелопатии. Хищники, паразиты и растительноядные, конечно же, убивают или наносят вред тем особям, которыми они питаются или против которых выделяют токсичные химические вещества, они замедляют до некоторой степени скорость роста популяции или уменьшают ее численность. Но означает ли это, что без хищников или химического ингибирования популяции всегда были бы в лучшем состоянии? И только ли хищники получают выгоду от связи с организмами, за счет которых они существуют, если взглянуть на эту связь с точки зрения отдаленных результатов? Как уже отмечалось при обсуждении регуляции численности популяции (гл. 6, разд. 5; см., в частности, рис. 6.20), хищники и паразиты помогают поддерживать плотность популяций растительноядных насекомых на низком уровне, так что эти последние не уничтожают собственные источники пищи и не разрушают собственные местообитания (хотя хищники могут оказаться неэффективными и в тех случаях, когда происходит вспышка численности хозяина и он ускользает от влияния зависимых от плотности регуляторных механизмов). В гл. 3, разд. 4 мы говорили о том, что эволюция растительноядных животных и растений привела к тому, что между этими организмами возникли почти мутуалистические взаимоотношения (++). Валерио (Valerio, 1975) описал случай обоюдного «хищничества» при взаимоотношениях паразит—хозяин у пауков: молодые паучки поедают паразитов, как только те выходят из яиц пауков, это позволяет паукам избежать заражения паразитами. Более полно положительные стороны паразитизма описаны Смитом (Smith, 1968).

В качестве примера популяции, которая дает вспышку численности в ответ на понижение давления хищников, обычно приводят ситуацию с оленями на плато Кайбаб, численность которых, как впервые отметил Леопольд (Leopold, 1943) на основе подсчетов Расмуссена (Rasmussen, 1941), увеличилась якобы с 4000 голов (на площади 280 000 га в северной части Большого Каньона, Аризона) в 1907 г. до 100 000 в 1924 г., что совпало с организованной правительством кампанией по борьбе с хищниками. Коли (Caughley, 1970) повторно проанализировал имеющиеся материалы и пришел к выводу, что, хотя численность оленей действительно сильно увеличилась, популяция истощила свою кормовую базу и затем уменьшилась, вызывают сомнения степень перенаселенности, а также утверждение, что единственной его причиной явилось уничтожение хищников. Определенную роль

здесь сыграли также выпас крупного рогатого скота и пожары. Коли полагает, что вспышки численности парнокопытных есть следствие таких изменений среды и условий питания, которые позволяют популяции ускользнуть от влияния обычного механизма регуляции численности.

Ясно одно: наибольшие вспышки численности отмечаются в тех случаях, когда вид интродуцируется на новую территорию, где имеются неиспользованные ресурсы и отсутствуют отрицательные взаимодействия. «Взрыв» популяции кроликов, ввезенных в Австралию, — самый известный случай такого рода среди тысяч случаев резких колебаний численности, происходящих при вселении вида с высоким биотическим потенциалом в новые места обитания. Интересное следствие попытки контроля размножения кроликов путем интродукции болезнетворных организмов предоставило нам данные, свидетельствующие о наличии группового отбора в системе паразит—хозяин (гл. 8, разд. 6).

Наиболее важное обобщение состоит в том, что отрицательные взаимодействия со временем ослабевают, если стабильность и пространственное разнообразие экосистемы достаточны для установления взаимных адаптаций. В популяциях паразитов и хозяев или хищников и жертв, интродуцируемых в экспериментальные микроэкосистемы, обычно наблюдаются резкие колебания численности с определенной вероятностью вымирания. В модельных системах хищник—жертва, описываемых уравнениями Лотки—Вольтерра, происходят постоянные незатухающие колебания, *если в уравнения не введены дополнительные члены второго порядка, характеризующие действие факторов самоограничения численности, которые могут вызвать затухание колебаний.* Пиментел и Стоун (Pimentel, Stone, 1968) экспериментально показали, что такие члены второго порядка могут отражать взаимные адаптации.

Как видно на рис. 7.5, сильные колебания численности происходят в том случае, когда хозяина (комнатную муху) и паразита (осу) впервые вместе помещают в замкнутую культивационную систему. Если же новые культуры создавали из особей, ранее на протяжении двух лет совместно существовавших в культуре, где их численность подвергалась значительным колебаниям, то оказалось, что у них посредством отбора выработался экологический гомеостаз, при котором каждая из популяций была «подавлена» другой в такой степени, что оказалось возможным их сосуществование при значительно более стабильном равновесии.

Однако в реальном мире обстоятельства могут складываться таким образом, что взаимная адаптация в новых ассоциациях не возникает. Всегда есть опасность, что отрицательная реакция может стать необратимой и хозяин будет элиминирован. История с заболеванием каштана в Америке служит примером такого взаи-

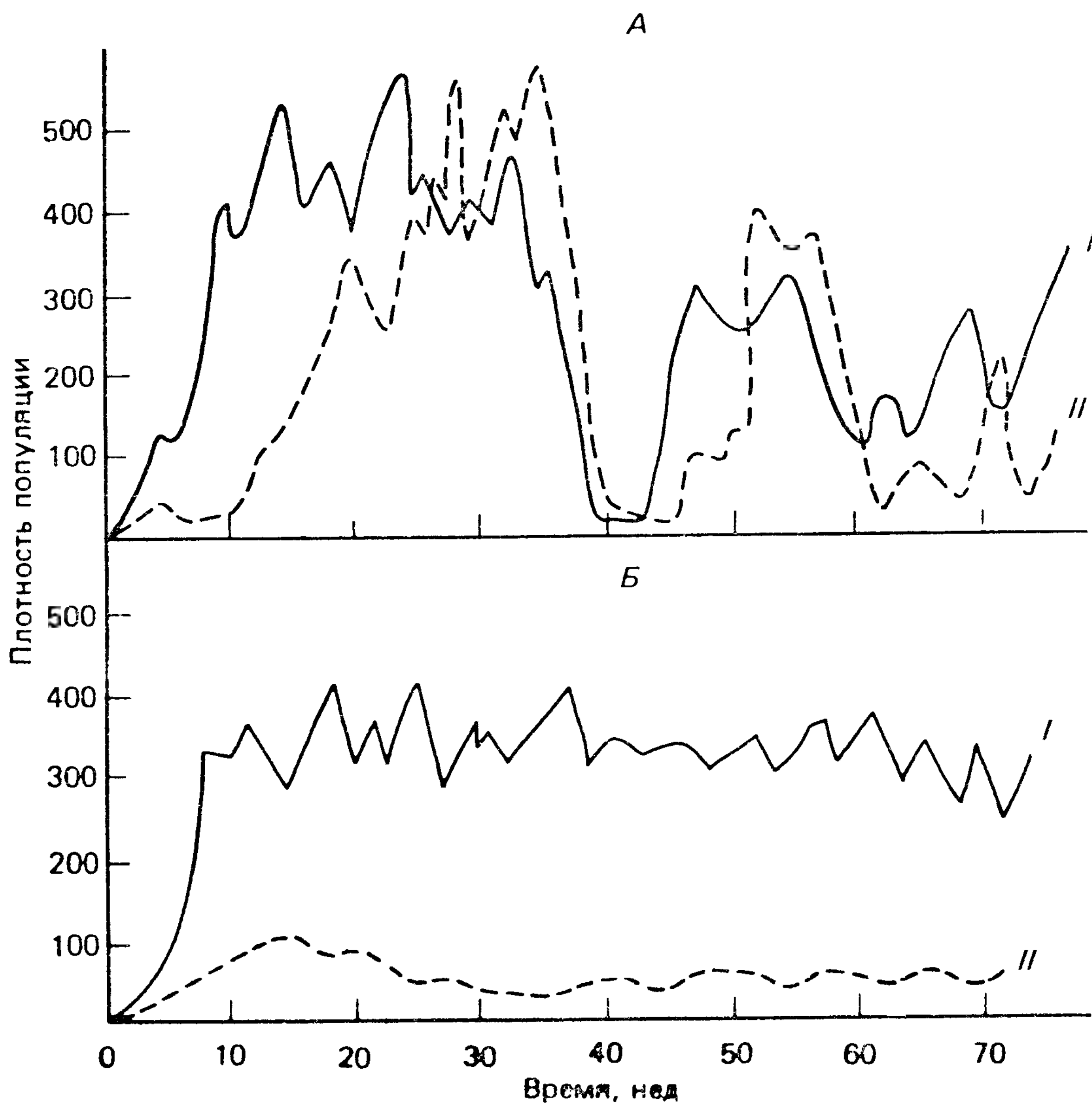


Рис. 7.5. Развитие гомеостаза в системе паразит — хозяин (хозяин — комнатная муха *Musca domestica (I)*, паразит — оса *Nasonia vitropennis (II)* содержались в многокамерном садке, состоявшем из 30 пластиковых камер, соединенных друг с другом трубочками, которые замедляли распространение паразита. *А*. В популяциях, объединенных недавно (дикие особи впервые посажены вместе), наблюдаются сильные колебания плотности, причем эти колебания в популяции хозяина (мухи) происходят с некоторым опережением. *Б*. Популяции, которые получены из колоний, в которых оба вида сосуществовали в течение двух лет; отмечается более устойчивое равновесие, резкие спады численности отсутствуют. О возникновении у хозяина адаптивной устойчивости свидетельствуют сильное снижение рождаемости у паразита (46 потомков на самку вместо 133 в начале опыта) и уменьшение плотности его популяции. Этот эксперимент показывает регуляторную и стабилизирующую функции генетического механизма обратной связи в системе популяций. (*А* — из Pimentel, Stone, 1968; *Б* — по данным для двух экспериментальных популяций, приведенным на рис. 2 и 3 их работы; плотность выражена числом особей на 1 камеру в 30-камерном садке.)

модействия популяции, которое с равной вероятностью может закончиться и адаптацией, и вымиранием.

Американский каштан раньше был важным компонентом лесов в районе Аппалачских гор на востоке Северной Америки, составляя часто до 40% биомассы леса. У него были свои паразиты, хищники и болезни. Родственный ему вид каштана, произрастающий в Китае, также имел своих паразитов, в том числе паразитический гриб *Endothia parasitica*, поражающий кору на стволе. В 1904 г. этот гриб был случайно завезен в США. Американский



Рис. 7.6. Последствие заболевания каштанов в Южных Аппалачах (Джорджия). Пример того, сколь роковым может оказаться воздействие паразитического организма (гриба), завезенного из Старого Света, на нового, инфицированного им хозяина (американский каштан).

каштан оказался неустойчивым к этому новому паразиту, так что к 1952 г. все крупные деревья погибли, их мрачные серые стволы стали характерной чертой аппалачских лесов (рис. 7.6). Каштан продолжает давать корневые побеги, и эти побеги, прежде чем их снова убьет гриб, часто плодоносят, но никто не может сказать, каким будет окончательный исход этой борьбы — вымирание или адаптация. Таким образом, популяция каштана, по крайней мере на время, утратила свою былую доминирующую роль в лесной экосистеме. Есть, однако, некоторая надежда на то, что недавно обнаруженное вирусное заболевание гриба можно будет использовать для борьбы с болезнью каштанов (см. Anagnostakis, 1982). (Реакция леса на изъятие главного доминанта показана в табл. 7.7.)

Приведенные выше примеры не подбирались специально, чтобы подтвердить определенную точку зрения. Тот, кто интересуется этим вопросом, легко может обнаружить множество подобных примеров, проведя совсем немного времени в библиотеке. Ему станет ясно, что: 1) при длительном контакте паразитов и хищ-

ников с их хозяевами или жертвой влияние на последних становится умеренным, нейтральным или даже благоприятным (конечно, при рассмотрении длительных промежутков времени) и 2) наиболее сильное повреждающее действие оказывают новые паразиты и хищники. Действительно, если составить список болезней, паразитов и насекомых-вредителей, причиняющих наибольший ущерб сельскому и лесному хозяйству, то окажется, что многие из них недавно занесены в новые для них районы, как, например, гриб *Endotia parasitica*, паразитирующий на каштане, или недавно приобрели новых хозяев или жертв. Европейская хлопковая совка, непарный шелкопряд, японский жук, средиземноморская плодовая мушка — это лишь немногие из интродуцированных насекомых-вредителей, принадлежащих к этой категории. Тот же самый принцип применим во многом и к болезням человека; наиболее опасны новые, завезенные впервые возбудители заболеваний.

В общем то, что мы называем «принципом внезапного усиления патогенности», можно сформулировать следующим образом: эпидемии, эпизоотии или эпифитотии часто вызываются 1) внезапным или быстрым вселением организма, обладающего потенциально высокой скоростью собственного роста, в экосистему, в которой механизмы регуляции численности для этого нового вида или отсутствуют или малоэффективны; 2) резкими или очень сильными изменениями окружающей среды, приводящими к уменьшению энергии, необходимой для регуляции по принципу обратной связи, или каким-либо иным образом нарушающими способность системы к саморегуляции. Урок из всего этого таков: не следует допускать интродукцию новых потенциальных вредителей и избегать по возможности стресса в экосистемах, возникновению которого способствуют ядохимикаты, уничтожающие как вредные, так и полезные организмы.

Хотя с экологической точки зрения хищничество и паразитизм очень сходны, между их крайними формами — крупным хищником и мелким внутренним паразитом — имеются весьма существенные различия, касающиеся не только размеров. Паразитические или патогенные организмы обычно обладают более высоким биотическим потенциалом, чем хищники. Их строение, обмен, выбор хозяина и жизненные циклы часто более специализированы, что связано со своеобразием их среды обитания и проблемой распространения от одного хозяина к другому.

Особенно интересны организмы, занимающие промежуточное положение между хищниками и паразитами, например паразитические насекомые, которые нередко, подобно хищникам, пожирают свою добычу целиком, но вместе с тем напоминают паразитов своим высоким биотическим потенциалом и высокой специфичностью к хозяину. Энтомологи научились искусственно

разводить некоторых паразитических насекомых и использовать их для борьбы с вредными насекомыми. Попытки использовать с той же целью крупных неспециализированных хищников в общем оказались неудачными. Например, мангусты, которых завезли на острова Карибского моря для уничтожения крыс на полях сахарного тростника, значительно сильнее понизили численность гнездящихся на земле птиц, чем численность крыс. Такой способ борьбы с вредителями может быть успешным при условии, что хищник мал, специализирован в выборе пищи и обладает высоким биотическим потенциалом. Хороший пример такого рода приводят в своей работе Хаффейкер и Кеннетт (Huffaker, Kennett, 1956). Эти авторы описали мелкого хищного клеща, который эффективно контролирует численность растительноядного клеща на посадках земляники в Калифорнии. Растительноядные насекомые иногда успешно используются в борьбе с сорняками (Huffaker, 1957, 1959).

Человек, к сожалению, еще очень медленно учится быть, по выражению Слободкина (Slobodkin, 1962), «расчетливым хищником», т. е. не истреблять свою жертву полностью при эксплуатации ее как ресурса. Проблема оптимального изъятия из эксплуатируемой популяции обсуждалась Бивертоном и Холтом (Beverton, Holt, 1957), Риккером (Ricker, 1958), Меншуткиным (1962), Слободкином (Slobodkin, 1962), Силлименом (Silliman, 1969), Вагнером (Wagner, 1969), Мак-Калохом (McCullought, 1979) и многими другими. Теоретически, если кривая сигмоидного роста симметрична, как в логистической модели, то скорость роста dN/dt будет максимальной при плотности, равной $K/2$ (при половине величины плотности насыщения). Эта точка перегиба сигмоидной кривой была обозначена как уровень поддерживающей емкости I на рис. 3.19. Однако вершина «горбатой» или параболической кривой скорости роста вследствие скошенности вправо (из-за временны́х задержек) часто может и не находиться точно посередине между 0 и K, поэтому плотность, при которой обеспечивается максимальный выход живой продукции, часто составляет несколько меньше половины равновесной плотности неэксплуатируемой популяции.

К анализу проблемы можно подойти экспериментально, создавая опытные популяции в микроэкосистемах. Одна из таких экспериментальных моделей представлена на рис. 7.7. Аквариумную рыбку гуппи (*Lebistes reticulatus*) использовали для имитации популяции промысловой рыбы, облавливаемой человеком. Можно видеть, что максимальный урожай получали в том случае, когда в каждый репродуктивный цикл изымалась одна треть популяции, при этом равновесная плотность оказывалась несколько меньшей, чем половина плотности необлавливавшейся популяции. В пределах данного эксперимента это соотношение оставалось

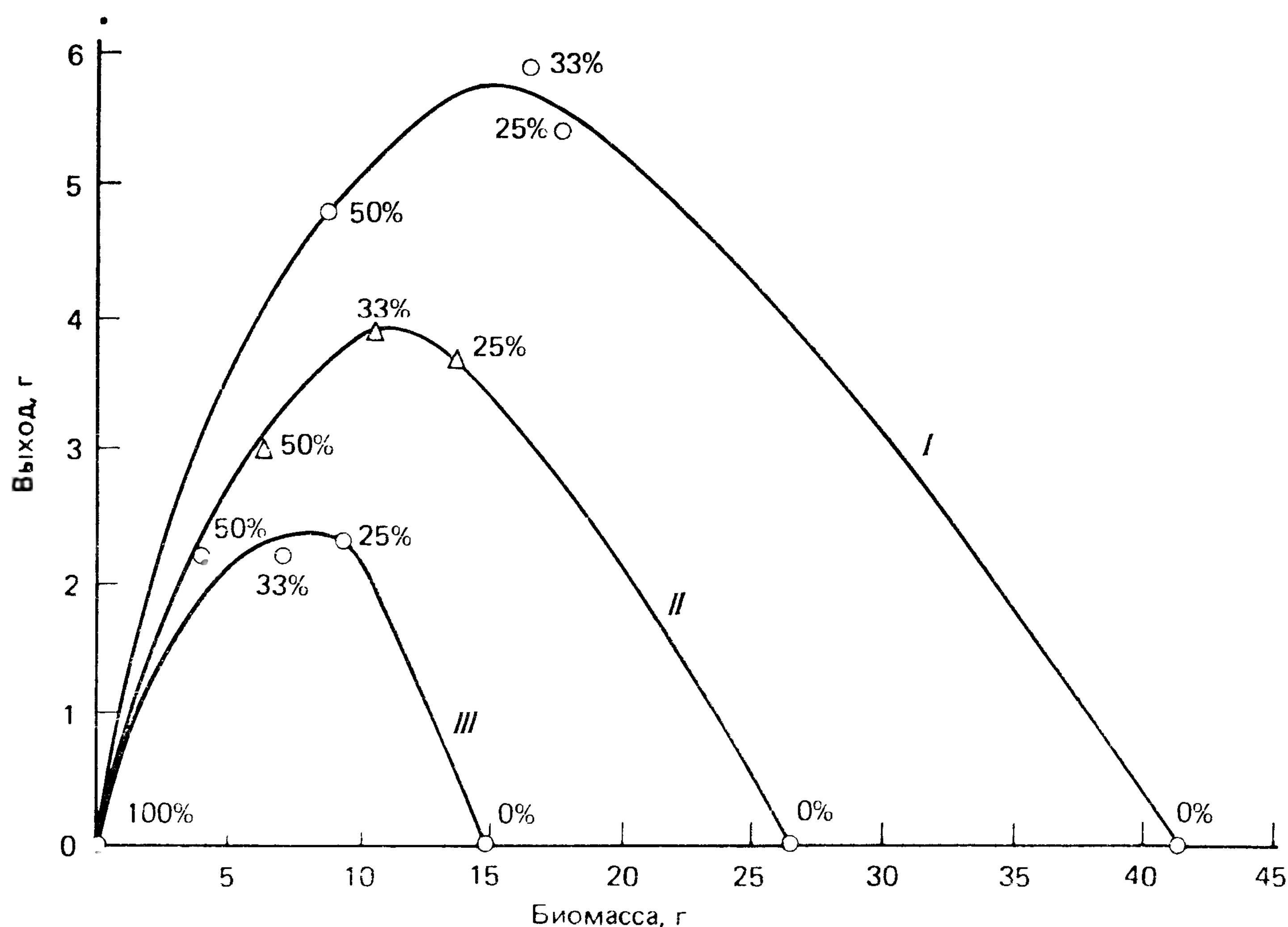


Рис. 7.7. Биомасса и выход продукции в экспериментальных популяциях гуппи, которые содержались при трех режимах питания и разных уровнях эксплуатации (в процентах изъятия за репродуктивный период; уровень доступной пищи в опыте *II* принят за единицу; в опыте *I* он в 1,5 раза больше, а в опыте *III* — в два раза меньше). Наибольший выход продукции получен в том случае, когда в каждый репродуктивный период изымали около трети популяции, а средняя биомасса снижалась менее чем на половину по сравнению с биомассой в неэксплуатируемой популяции (кривые выхода продукции скошены влево). (По Silliman, 1969.)

независимым от несущей емкости системы, которая поддерживалась на трех разных уровнях путем изменения количества корма.

Одновидовые модели часто слишком упрощают реальные отношения, поскольку в них не учитывается роль конкурирующих видов; между тем плотность последних может увеличиваться из-за уменьшения плотности изымаемого вида, и, кроме того, они используют пищу и другие ресурсы, необходимые для поддержания эксплуатируемого вида. Хищнику высшего порядка, например человеку (или наиболее эффективному пастбищному животному, например корове), очень легко нарушить конкурентное равновесие, что может привести к замещению эксплуатируемого вида на другой, непригодный для данного хищника или пастбищного животного. Случаи таких «сдвигов» все множатся, по мере того, как активизируется рыболовная, охотничья и т. п. деятельность человека. Это дает основание высказать следующее утверждение, которое следует рассматривать и как вызов и как предупреждение: *одновидовые системы, как и монокультуры в сельском хозяйстве, неустойчивы по своей природе*, поскольку в условиях стресса они сильно уязвимы для конкурентов, возбудителей бо-

лезней, паразитов, хищников и других факторов, оказывающих отрицательное влияние. Несколько хороших примеров этого общего принципа можно найти в промышленном рыболовстве.

Мерфи (Murphy, 1966, 1967) отметил уменьшение численности интенсивно облавливаемой популяции тихоокеанской сардины (*Sardinops caerulea*) и последующее возрастание численности близкого по экологии анчоуса (*Engraulis mordox*); в данном случае произошло замещение чрезмерно эксплуатируемого вида его конкурентом, не подвергавшимся эксплуатации.

В другом случае Смит (Smith, 1966) описал, как последовательная эксплуатация разных видов в оз. Мичиган в сочетании с интродукцией новых видов и эвтрофикацией привела к чередованию вспышек и падений численности промысловых рыб. Первоначально на протяжении полустолетия неизменным объектом рыболовства оставалась озерная форель, однако в результате чрезмерного облова, интродукции паразитической миноги и эвтрофикации форель была фактически уничтожена. Вслед за этим, быстро сменяя друг друга, здесь появлялись ряпушка, сиг, голавль и один экзотический вид сельдевых. Их численность в свою очередь сначала возрастала, а затем под влиянием усиленного отлова, конкуренции, хищников и паразитов резко снижалась. В 1960 г. в озеро был интродуцирован кижуч, который, к радости рыболовов-спортсменов, сильно размножился, питаясь экзотическим видом сельди *Pomolobus pseudoharengus*. Однако эта неожиданная удача может быть сведена на нет, если не будет налажен лучший контроль за количеством отлавливаемой рыбы и сбросом сточных вод.

Давление хищников или промысел часто влияют на размеры особей эксплуатируемой популяции. Так, отлов рыбы на уровне максимального урожая обычно приводит к уменьшению среднего размера рыб, а вырубка леса, при которой достигается максимальный выход пиломатериалов на единицу объема древесины, вызывает уменьшение величины деревьев, ухудшение качества древесины. Как мы неоднократно повторяли, нельзя одновременно добиться и максимального количества, и наилучшего качества. Брукс и Додсон (Brooks, Dodson, 1965) описали случай, когда в озерах крупные виды зоопланктеров заменялись более мелкими после вселения питающихся зоопланктоном рыб, которых ранее в этих озерах не было. В подобных случаях, когда экосистема относительно мала, один или несколько видов хищников способны контролировать как размерный, так и видовой состав всего трофического уровня.

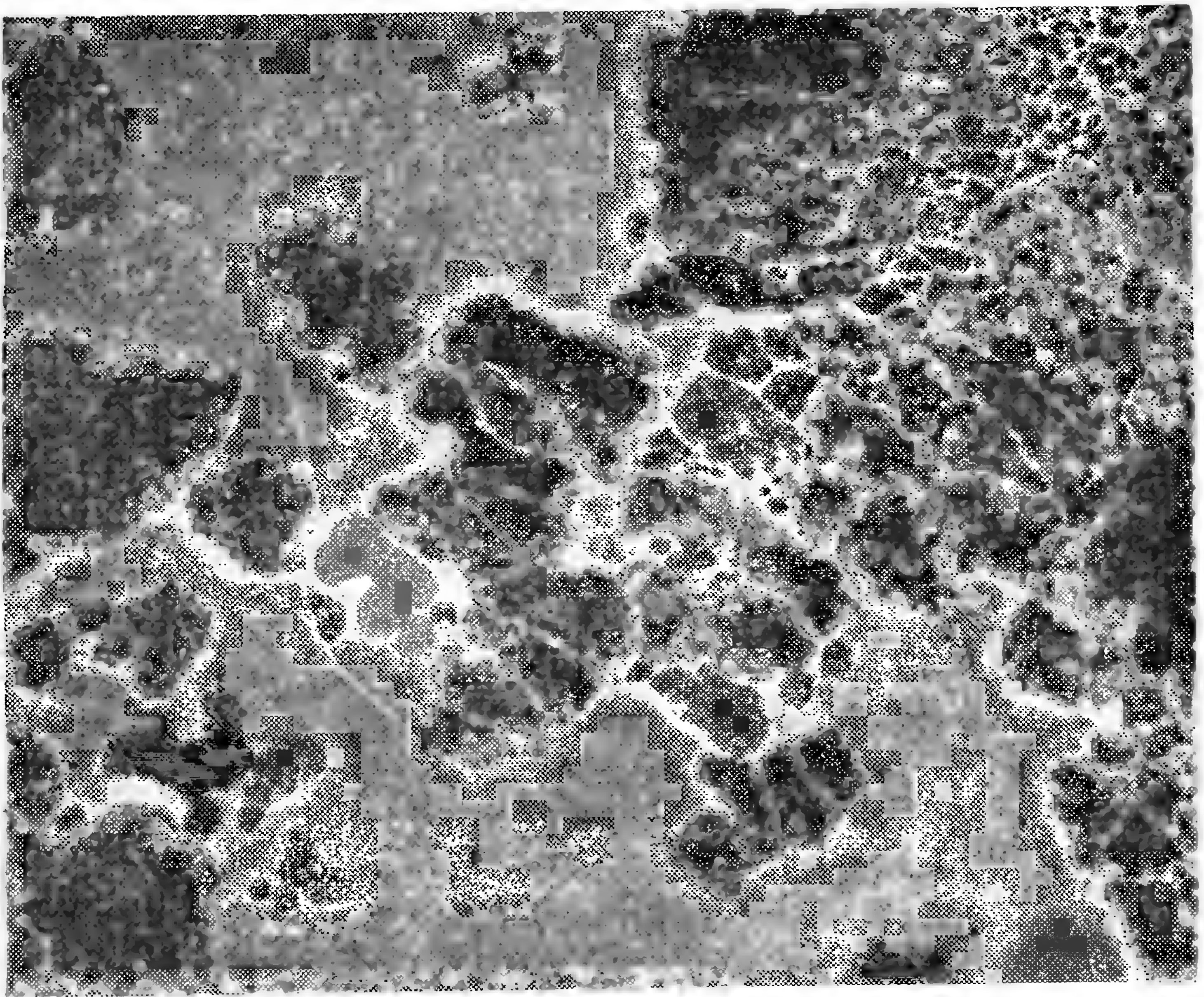
Хорошие примеры аллелопатии можно найти в работе Муллера и сотрудников, которые изучали ингибиторы, продуцируемые ароматическими кустарниками в Калифорнийском чапарале. Эти исследователи не только выявили химическую природу и физио-

логическое действие ингибирующих веществ, но показали также их важность в регуляции состава и динамики сообщества (см. Muller, 1966, 1969; Muller et al., 1964, 1968). На рис. 7.8 показано, как летучие терпены, выделяемые двумя видами ароматических кустарников, ингибируют рост травянистых растений. Летучие токсины (особенно эвкалиптол и камфора) продуцируются в листьях и во время сухого сезона накапливаются в почве в таком количестве, что с наступлением сезона дождей они подавляют прорастание семян или последующий рост проростков в обширной зоне вокруг каждой группы кустов. Другие виды кустарников образуют водорастворимые антибиотические вещества различной химической природы (например, фенолы или алкалоиды), которые также дают им возможность занять доминирующее положение в сообществе. Однако периодические пожары, являющиеся неотъемлемой частью экосистемы чапараля, эффективно уничтожают источники токсинов, обезвреживают токсины, накопившиеся в почве, и тем самым дают возможность появиться здесь растениям, семена которых устойчивы к пожарам. В результате в дождливый сезон, следующий после пожара, наблюдается пышное цветение однолетников, которое происходит каждую весну до тех пор, пока кустарники опять не разрастутся и их токсическое действие не достигнет достаточной эффективности. В зрелом сообществе чапараля выживает очень немного травянистых растений. Таким образом, за счет попеременного действия пожаров и антибиотиков происходят циклические изменения видового состава растительности, что представляет собой адаптивную черту экосистемы этого типа.

Уиттэкер (Whittaker, 1970) в своем обзоре растительных ингибиторов приходит к следующему заключению:

«Высшие растения синтезируют значительное число веществ, являющихся репеллентами или ингибиторами для других организмов. Аллелопатические воздействия оказывают существенное влияние на скорость растительных сукцессий и на видовой состав стабильных сообществ. Химические взаимодействия двояко сказываются на видовом разнообразии природных сообществ; сильное доминирование и интенсивные аллелопатические эффекты поддерживают низкое видовое разнообразие в одних сообществах, тогда как в других сообществах благодаря различным химическим адаптациям (вследствие того, что эти адаптации лежат в основе дифференциации ниш) поддерживается высокое видовое разнообразие».

Антибиоз, разумеется, не является достоянием только высших растений, известны многочисленные примеры его среди микроорганизмов. Иллюстрацией этого служит гриб *Penicillium*, образующий бактериальный ингибитор пенициллин, в настоящее время широко используемый в медицине. Химический антибиоз можно



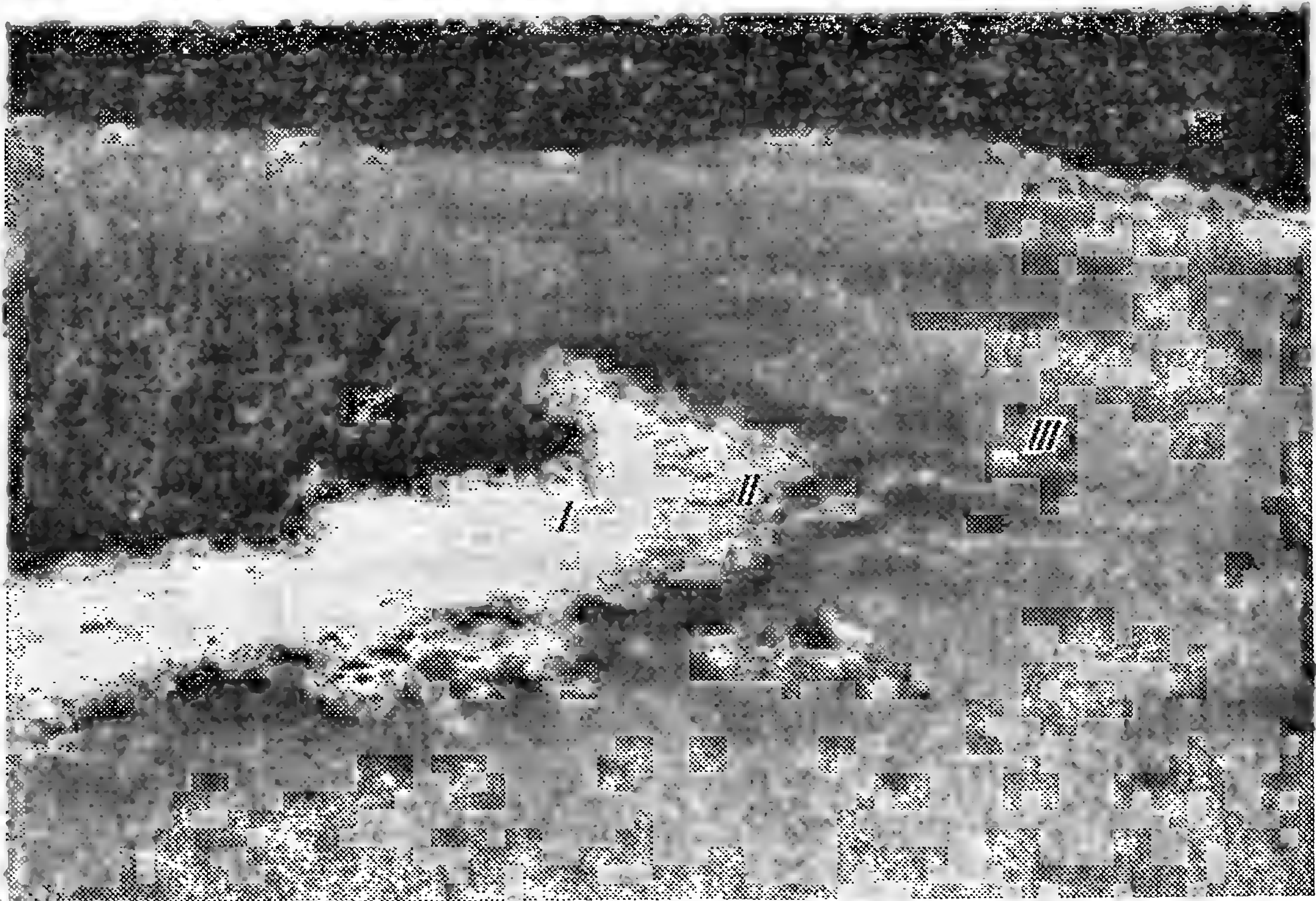


Рис. 7.8. *Вверху.* Аэрофотоснимок, на котором отчетливо видно вторжение ароматических кустарников *Salvia leucophylla* и *Artemisia californica* в заросли однолетних степных растений в долине Санта-Инес, Калифорния. Виден эффект биохимического ингибирования. *Внизу.* Куст *Salvia* крупным планом (слева от *I*), выделяющий летучие токсины и подавляющий вокруг себя рост других растений. Между *I* и *II* находится зона шириной в 2 м, лишенная всякой травянистой растительности, за исключением нескольких маленьких, чахлых проростков. Таким образом, корневая система кустарника, простирающаяся под этой зоной, не испытывает конкуренции со стороны других видов. В зоне между *II* и *III* находятся низкорослые растения, и видов здесь меньше, чем на участках справа от *III*, на которые не распространяется ингибирующее влияние. (Фотографии с разрешения д-ра C. H. Muller из Калифорнийского университета, Санта-Барбара.)

рассматривать как форму интерференционной конкуренции или, в смягченном виде, как аменсализм. Более подробно явление аллелопатии рассмотрено Райсом (Rice, 1974).

Эти интересные аспекты биологической и химической «войны» в природе вновь приводят нас к вопросу о роли отрицательных взаимодействий в экосистеме в целом. Часто значимость биотических взаимодействий зависит от положения сообщества в физическом градиенте. На рис. 7.9 представлена «модель усоногих»,

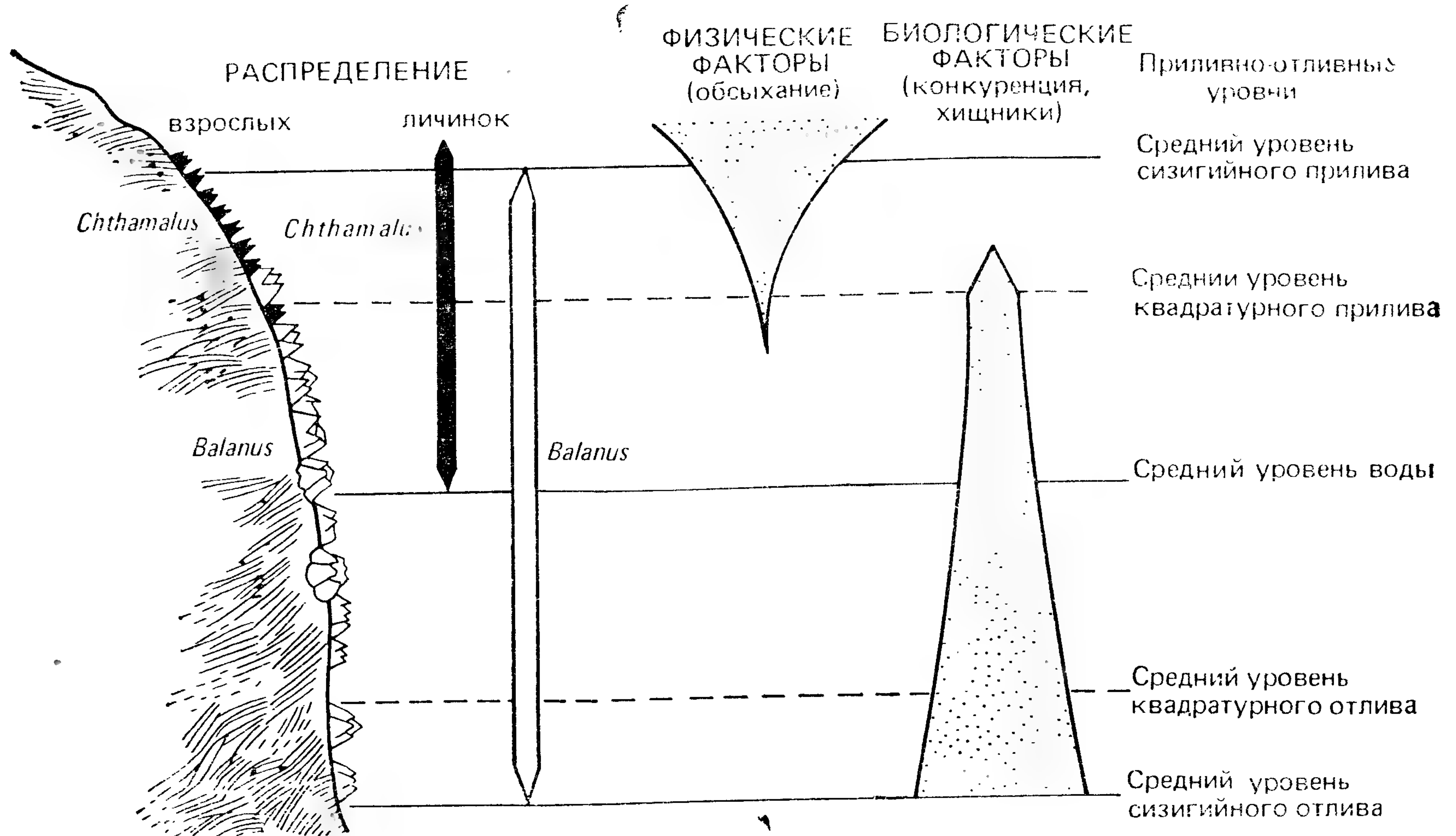


Рис. 7.9. Факторы, контролирующие распределение двух видов усоногих ракообразных в литоральном градиенте. У обоих видов взрослые особи обнаруживаются в более узкой области по сравнению с той, в которой распространяется их молодь. Распространение *Balanus* вверх ограничивается физическими факторами (например, обсыханием), а распространение *Chthamalus* вниз ограничивается биологическими факторами (конкуренция, хищничество). (По E. Odum, 1963, из Connell, 1961.)

основанная на экспериментальном исследовании Коннелла. Литоральная зона на скалистом берегу моря предоставляет исследователю миниатюрный градиент от участков, где преобладают стрессовые физические воздействия на организм, до участков, где большее значение приобретает биологическая регуляция. В проведенных в Шотландии исследованиях Коннелл (Connell, 1961) обнаружил, что личинки двух видов усоногих ракообразных оседают в широкой полосе литоральной зоны, но доживают до взрослого состояния на более ограниченном участке литорали. Оказалось, что распространение более крупного вида (*Balanus*) ограничено нижней частью литоральной зоны, поскольку он не может выносить долгих периодов обсыхания. Более мелкий вид (*Chthamalus*) вытеснен из нижней зоны в результате конкурен-

ции с крупным видом и более активными в нижней литорали хищниками. Таким образом, физическое стрессовое воздействие — обсыхание — оказывается основным контролирующим фактором в верхней части градиента, тогда как межвидовая конкуренция и хищничество служат главными контролирующими факторами в нижних зонах. Эту модель можно применить и к значительно более широким градиентам, таким, как Арктика—тропики или градиент от высокогорных областей до уровня моря; необходимо только иметь в виду, что все модели, хотя и в разной степени, чрезвычайно упрощают реальные отношения.

4. Положительные взаимодействия: комменсализм, кооперация и мутуализм

Определения

Ассоциация двух видовых популяций, сказывающаяся положительно на обеих, чрезвычайно широко распространена в природе и, вероятно, имеет не менее важное значение для определения облика популяций и сообществ, чем конкуренция, паразитизм и т. д. Положительные взаимодействия удобно рассматривать в той последовательности, в какой они формировались в ходе эволюции: комменсализм (преимущество имеет одна популяция), протокооперация (пользу получают обе популяции) и мутуализм (пользу получают обе популяции, причем они полностью зависят друг от друга).

Объяснения

Широкое восприятие дарвиновской идеи о «выживании наиболее приспособленных» как важном механизме естественного отбора послужило причиной того, что внимание исследователей сосредоточивалось на различных проявлениях конкуренции в живой природе. В результате значение кооперации между видами оказалось недооцененным. Во всяком случае, до настоящего времени положительные взаимодействия изучены количественно далеко не столь подробно, как отрицательные взаимодействия. С полным основанием можно предположить, что в конечном итоге отрицательные и положительные взаимодействия между видами в природе уравновешивают друг друга и что оба типа взаимодействий в равной степени важны для эволюции видов и стабилизации экосистемы.

Наиболее простой тип положительных взаимодействий, который, по-видимому, представляет собой первый шаг на пути их развития, — комменсализм. Он характерен. в частности, для взаимоотношений между неподвижными растениями и животными,

с одной стороны, и подвижными организмами — с другой. Особенно часто можно наблюдать комменсализм в океане. Практически в каждой норке червя, в каждой раковине двустворчатого моллюска, в теле каждой губки находятся «незваные гости», которые получают здесь укрытие, но в свою очередь не приносят ему ни пользы, ни вреда. В мантийной полости устриц, например, иногда обитает небольшой изящный краб. Эти крабы — обычные комменсалы; впрочем иногда они нарушают свой статус «гостя» и закусывают хозяином (Christensen, McDermott, 1958). Дейлс (Dales, 1957) в своем обзоре, посвященном комменсализму у морских животных, перечисляет 13 видов, живущих как «гости» в норках крупных морских червей (*Erechis*) и роющих креветок (*Callianassa* и *Upogebia*). К их числу относятся рыбы, двустворчатые моллюски, многощетинковые черви и крабы; они питаются остатками пищи хозяина или продуктами его жизнедеятельности. Многие комменсалы используют в качестве хозяина один определенный вид, другие же — разные виды.

Лишь один шаг отделяет комменсализм от такой ситуации, при которой оба организма получают преимущества от объединения или какого-либо иного взаимодействия друг с другом; в этом случае мы имеем дело с протокооперацией. Много работал в этой области и писал по этому вопросу покойный Олли (Alee, 1938, 1951). Он полагал, что начальные стадии кооперации между видами встречаются в природе повсюду. Он выявил многие из этих случаев и экспериментально доказал ее пользу для обоих видов. За примером вновь обратимся к морю, где такая взаимная польза часто возникает при объединении крабов и кишечнополостных. Кишечнополостные прикрепляются к спине крабов (иногда крабы «сажают» их сами), маскируя и защищая их (у кишечнополостных имеются стрекательные клетки), в свою очередь получая от крабов кусочки пищи, остающиеся от их трапезы, и используя их как транспортное средство.

В этом примере ни крабы, ни кишечнополостные не находятся в полной зависимости друг от друга. Следующий этап — развитие зависимости популяций друг от друга. Такие случаи получили название *мутуализма*, или *облигатного симбиоза*. Часто в ассоциацию входят совсем разные животные. Фактически случаи мутуализма чаще встречаются у организмов с очень разными потребностями. (Организмы со сходными потребностями чаще вступают в конкуренцию.) Наиболее важные мутуалистические системы возникают между автотрофами и гетеротрофами, что неудивительно, поскольку эти два компонента экосистемы должны в конце концов достичь некоторого сбалансированного симбиоза. Однако общая взаимозависимость, часто наблюдаемая в сообществах, не относится к категории явлений, которые мы обозначили как мутуализм; последний имеет место лишь тогда,

когда какой-либо определенный гетеротроф становится полностью зависимым от некоторого автотрофа в отношении пищи, а существование этого автотрофа зависит от защиты, минерального обмена и других жизненно важных функций гетеротрофа. Примером может служить сотрудничество между азотфиксирующими бактериями и высшими растениями (подробнее об этом см. гл. 4). Мутуализм обычен также между микроорганизмами, способными переваривать целлюлозу и другие стойкие растительные остатки, и животными, у которых нет необходимых для этого ферментных систем.

Как отмечалось ранее, мутуализм, по-видимому, приходит на смену паразитизму по ходу эволюции экосистем в сторону большей зрелости; и он, вероятно, особенно важен в тех случаях, когда лимитированы некоторые ресурсы среды (например, на неплодородной почве); в такой ситуации взаимная кооперация может обеспечить весьма существенное селективное преимущество. Вопрос о том, каким образом возникают и закрепляются генетически такие взаимовыгодные отношения в мире дарвиновской борьбы за существование, до сих пор вызывает оживленные дискуссии среди популяционных генетиков; речь об этом пойдет в гл. 8.

Примеры

Хорошо изучен облигатный симбиоз между жвачными (коровы) и бактериями, обитающими в их рубце (см. Hungate, 1963, 1966, 1975). Анаэробные условия в рубце неблагоприятны для роста бактерий (только 10 процентов энергии травы или сена, съеденных коровой, ассимилируются бактериями), но именно благодаря этим неблагоприятным условиям жвачные вообще могут существовать на таком субстрате, как клетчатка. Основная часть энергии, полученной в результате деятельности микроорганизмов, запасается в жирных кислотах, которые образуются из клетчатки, но не разлагаются дальше. Жвачные могут непосредственно ассимилировать эти конечные продукты. Таким образом, партнерство очень полезно для жвачных, которые получают бóльшую часть энергии в виде клетчатки; эту энергию они не смогли бы использовать без помощи симбионтов. Бактерии в свою очередь обеспечиваются «культуральной средой» с постоянными температурными условиями.

Достаточно хорошо изучены мутуалистические отношения между переваривающими клетчатку микроорганизмами и членистоногими; часто такие мутуалистические отношения являются ведущими в детритных пищевых цепях (гл. 3, разд. 4). Наиболее известно сотрудничество между термитами и обитающими в их кишечнике жгутиковыми; впервые этот случай мутуализма был

исследован Кливлендом (Cleveland, 1924, 1926). Многие виды термитов не могут переваривать древесину, которой они питаются, без этих специализированных жгутиковых (группа видов отряда Hypermastigina). Это было доказано экспериментально: термиты погибали от голода, если у них искусственно удаляли жгутиковых из кишечника. Жизненный цикл симбионтов точно скоординирован с жизнедеятельностью хозяина; в частности, при выделении термитами гормонов линьки жгутиковые образуют цисты. Это очень важно для передачи, а также для повторного заражения термитов, теряющих при линьке выстилку кишечника и затем снова заглатывающих ее. Симбионты термитов живут внутри тела хозяина. Однако еще более тесная взаимосвязь может возникать между хозяевами и микроорганизмами, живущими вне животного-хозяина; подобные ассоциации фактически представляют собой следующую ступень в эволюции мутуализма (здесь меньше вероятность того, что такие взаимоотношения могут превратиться в паразитизм!). Интересны в этом отношении некоторые тропические муравьи, которые разводят целые грибные сады на листьях, принесенных в муравейник. Муравьи удобряют «посевы» грибов, заботятся о них и собирают урожай точно так же, как это делал бы рачительный фермер. Мартин (Martin, 1970) показал, что в системе муравьи—грибы детритная цепь укорачивается, что ускоряет естественное разложение листьев. Для разложения листьев в норме требуется определенная последовательная смена микроорганизмов, причем грибы базидиомицеты появляются на последних стадиях разложения. Однако если листья в грибных садах «удобряются» выделениями муравьев, то грибы, подобно быстрорастущей монокультуре, оказываются способными быстро размножаться на свежих листьях, обеспечивая муравьев пищей. Для поддержания этой монокультуры так же, как при интенсивном возделывании зерновых человеком, требуются большие затраты энергии, в данном случае «муравьиной энергии».

Мартин следующим образом резюмирует описанные факты: «Культивируя как источник пищи организм, разрушающий клетчатку, муравьи получают доступ к огромным запасам клетчатки в тропическом дождевом лесу, используя ее опосредованно в качестве пищи. То, что у термитов осуществляется на основе эндосимбиотической связи с микроорганизмами, разрушающими клетчатку, у муравьев достигается посредством более сложной эктосимбиотической ассоциации с разрушающими клетчатку грибами. Если говорить о биохимическом аспекте этой связи, то гриб можно рассматривать как поставщика ферментного аппарата, служащего для разложения клетчатки. В фекалиях муравьев содержатся протеолитические ферменты, которых нет у грибов, и муравьи, таким образом, являются поставщиками ферментного аппарата, служащего для разрушения белков. Этот симбиоз, сле-

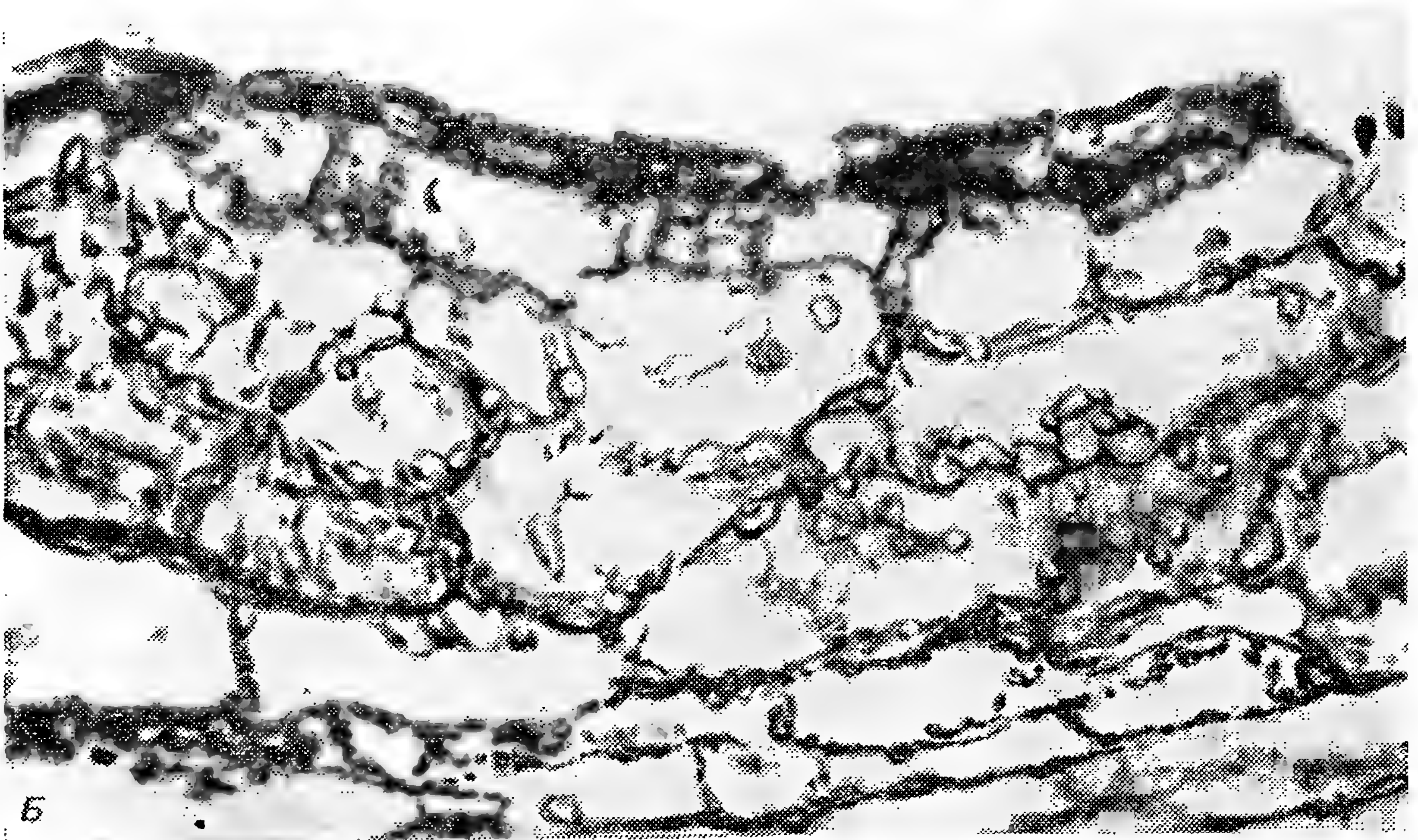
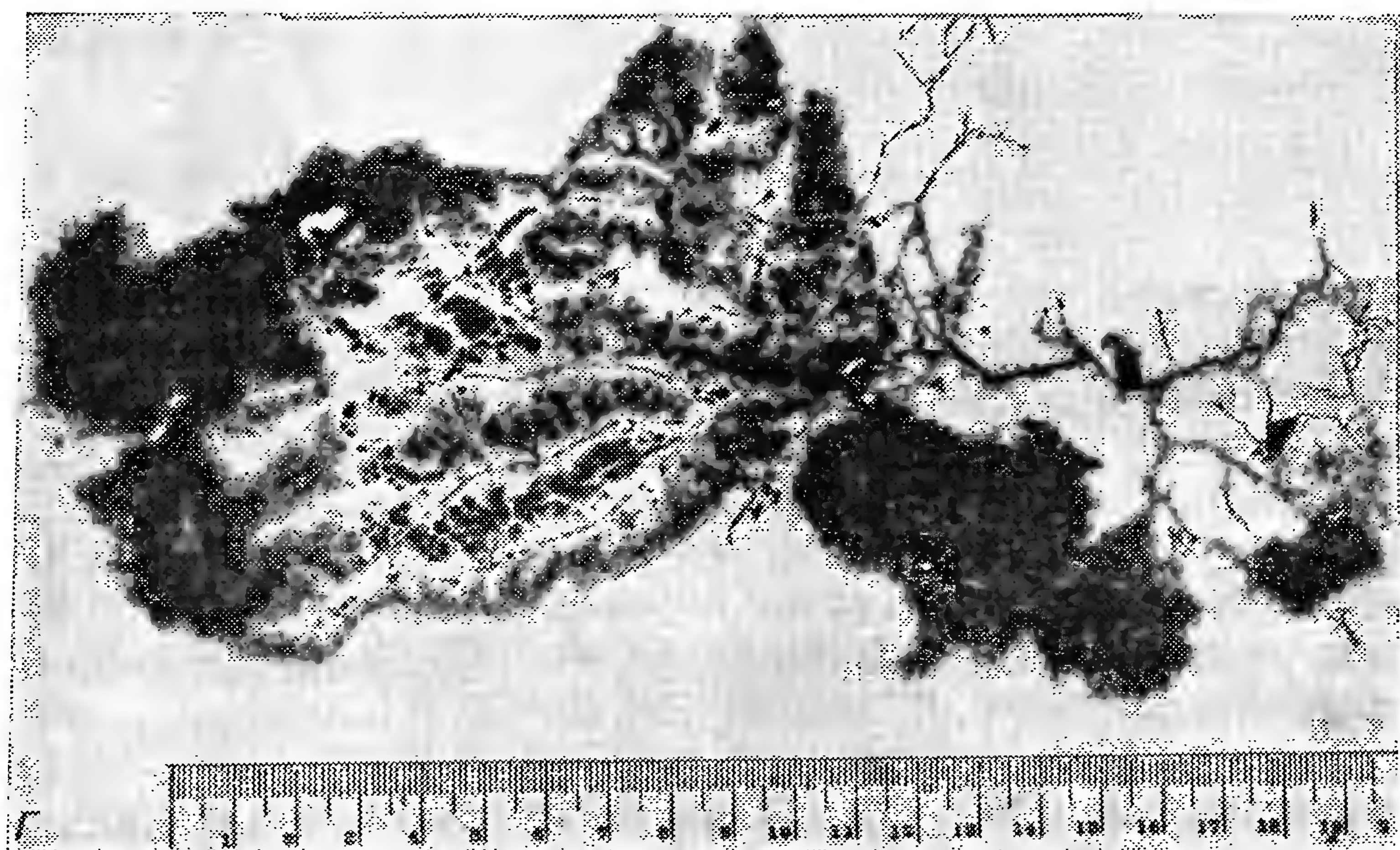


Рис. 7.10. Типы микоризы. *А*. Трехлетние сеянцы белой сосны (*Pinus strobus*), лишенные микоризы (*1*) и с сильно развитой эктотрофной микоризой (*2*). *Б*. Эндотрофная микориза; мицелий гриба проникает в клетки корня. *В*. Перитрофная (внематричная) микориза образует нечто наподобие чехла или оболочки вокруг корня сеянца ели (*Picea pungens*). *Г*. Перитрофная микориза, образующая плотную обертку или плотную мантию вокруг корней, погруженных в богатую органикой подстилку тропического леса. (Фотографии с разрешения проф. S. A. Wilde из Висконсинского университета.)


В


Г

довательно, можно рассматривать как метаболический альянс, при котором происходит интеграция углеродного и азотного обменов двух организмов».

Копрофагию, или поедание экскрементов, которое, по-видимому, является характерной чертой детритофагов, можно, вероятно, рассматривать как значительно менее сложный, но гораздо более распространенный случай мутуализма, объединяющий углеродный и азотный обмен микроорганизмов и животных, своего рода «наружный рубец».

Эколог Дженсен (Jansen, 1965, 1966) описал замечательный пример мутуалистической связи между определенными видами муравьев и одним из видов акации в тропиках. Акация предоставляет муравьям пищу и жилье (муравьи гнездятся в основании раздутых колючек). Муравьи же в свою очередь защищают дерево от возможных посягательств растительноядных насекомых. Если в опыте убрать муравьев (это иногда встречается в природе при обработке деревьев инсектицидами), то на дерево сразу же нападают листогрызущие насекомые, оно лишается листвы и часто погибает.

Благодаря симбиозу между микроорганизмами и растениями ускоряются круговороты минеральных веществ и продукция пищи. Наиболее яркий пример этого — микориза (т. е. грибы—корни), которая представляет собой мицелий гриба, находящийся в отношениях мутуализма с живыми корнями растений (не путать с паразитическими грибами, которые убивают корни). Как и в случае азотфиксирующих бактерий и бобовых, грибы при взаимодействии с тканью корня образуют своего рода сложные «органы», повышающие способность растения извлекать из почвы минеральные вещества. В свою очередь грибы получают некоторые продукты фотосинтетической деятельности растения. Поток энергии, идущий через микоризу, настолько важен, что его можно считать главным направлением пищевой цепи, как было показано на рис. 3.11, *А*.

Микориза может иметь несколько форм (рис. 7.10):

1. Эктотрофная микориза, чаще всего образуемая базидиомицетами; при этом формируются корневидные структуры, выходящие наружу через кору корня (рис. 7.10, *А*).

2. Эндотрофная микориза, чаще всего образуемая фикомицетами, которые проникают в клетки корня (рис. 7.10, *Б*). Микориза этого типа широко распространена на корнях деревьев, но культивировать и исследовать ее весьма сложно.

3. Перитрофная (или внематричная) микориза, образующая вокруг корней обертку или скопления (рис. 7.10, *В*, *Г*), но мицелий при этом не проникает через эпидермис корня. Полагают, что микориза этого типа играет важную роль в создании благоприятной химической «ризосферной среды», способствующей пре-

вращению нерастворимых или недоступных минеральных веществ в форму, которая может использоваться корнями.

Многие деревья не могут расти без микоризы. Лесные деревья, пересаженные на почву прерий или интродуцированные в другие районы, часто не способны расти до тех пор, пока не произойдет заражения грибными симбионтами. Сосны со здоровой микоризой прекрасно растут на такой бедной почве, которая по принятым сельскохозяйственным стандартам не пригодна для посевов зерновых культур. Грибы могут метаболизировать «недоступный» фосфор и другие минеральные элементы путем образования хелатных соединений (объяснение этого процесса см. т. 1, с. 54) или иными, пока еще неясными путями. Если в почву добавить меченые минеральные соединения (например, радиоактивный фосфор), то до 90% этих веществ быстро поглощается микоризой; затем происходит медленное перемещение этих веществ в растение.

Весьма кстати, что такая мутуалистическая система, как сосна—микориза, способна выживать на миллионах гектаров юга США, где верхний слой почвы был уничтожен в результате длительного возделывания монокультуры и сложившейся там практики ведения сельского хозяйства, при которой владельцы не живут на собственных землях; не будь сосны, все эти земли превратились бы в пустыню. Замечательные свойства системы сосна—микориза были использованы также и в Коппер-Хилле (гл. 2, разд. 4).

Роль микоризы в возвращении минеральных веществ в круговорот, ее значение в тропиках и необходимость для культур, зависящих от таких механизмов возврата, рассматриваются в гл. 4, разд. 7 и 8. Дополнительные сведения о мутуализме между микроорганизмами и растениями см. Harley, 1959; Rovira, 1965; Wilde, 1968; Marks, Kozlowski, 1973; Sanders et al., 1975 и Marx, Ruehle, 1979.

Лишайники — это симбиотическая система определенных грибов и водорослей; функциональная и морфологическая связь этих организмов настолько тесна, что их можно рассматривать как своего рода особый организм, не похожий ни на один из слагающих его компонентов. Лишайники обычно классифицируют как отдельные «виды», несмотря на то что они состоят из двух неродственных видов. Компоненты лишайников нередко можно изолированно культивировать в лаборатории, однако сами лишайники трудно вырастить в культуре, хотя в природе они могут существовать в очень суровых условиях. Лишайники интересны тем, что на их примере можно наблюдать постепенную эволюцию от паразитизма к мутуализму. У некоторых более примитивных лишайников гриб фактически проникает в клетки водоросли, как показано на рис. 7.11, *А*, и по существу является паразитом.

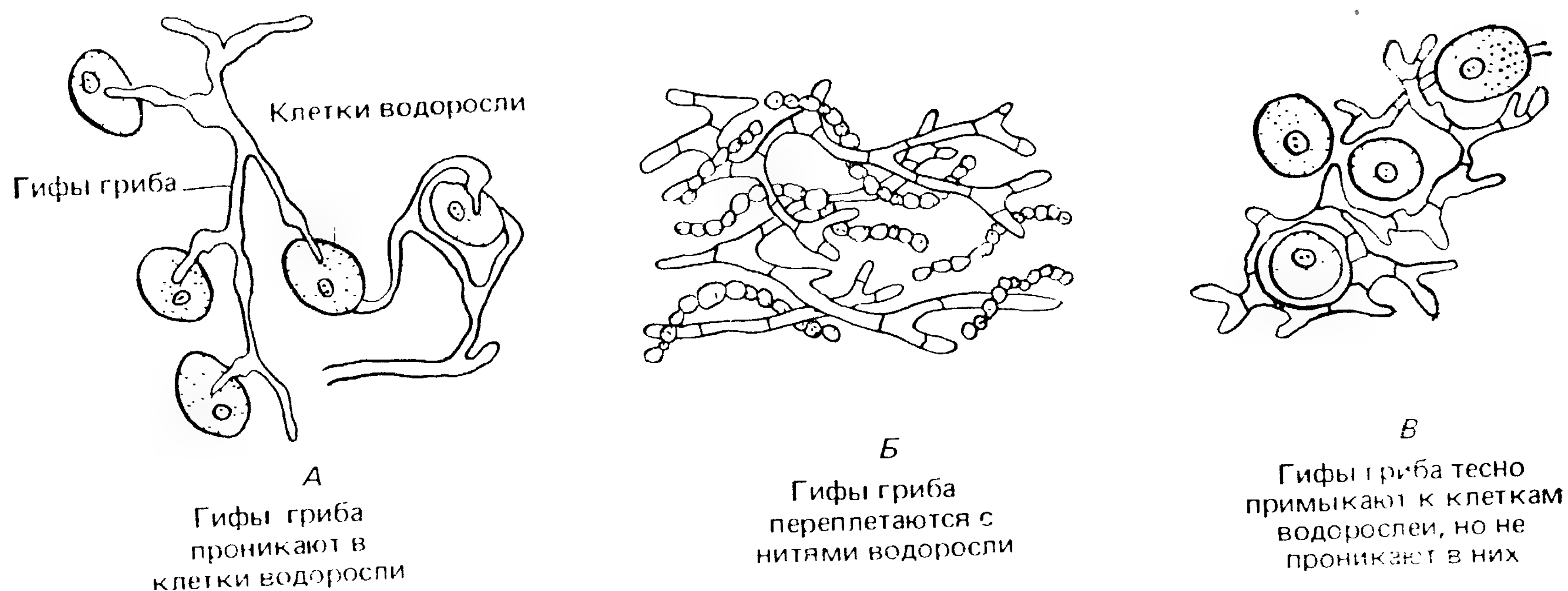


Рис. 7.11. Направление эволюции от паразитизма к мутуализму у лишайников. *А*. У некоторых примитивных лишайников грибы проникают в клетки водорослей. *Б* и *В*. У эволюционно более развитых видов водоросль и гриб живут в гармоничных отношениях, принося друг другу взаимную пользу. (E. Odum, 1963.)

У эволюционно более развитых видов мицелий гриба (его гифы) не проникает в клетки водоросли, но оба организма живут в полной гармонии (рис. 7.11, *Б* и *В*).

Общие сведения о симбиотических ассоциациях см. в трудах симпозиума под редакцией Натмена и Месси (Natman, Masse, 1963), а также в работах Henry, 1966 и Cheng, 1971. Взаимоотношения между человеком, культурными растениями и домашними животными, которые можно рассматривать как особую форму мутуализма, обсуждаются в гл. 8. В гл. 2 была описана ассоциация между кораллами и водорослями, способствующая увеличению скорости возврата биогенных элементов и повышению продуктивности всей экосистемы.

Модель лишайника, представленная на рис. 7.11, символична для человека. До сих пор человек существовал в своей автотрофной среде как паразит, потребляя то, что ему нужно и не заботясь о благосостоянии своего хозяина, т. е. планеты. Непомерно разрастающиеся города становятся паразитами сельской местности, которая так или иначе должна снабжать их пищей, водой и воздухом и перерабатывать огромные количества отходов. Ясно, что человек должен установить мутуалистический союз с природой. Если он не научится этому, то, подобно «неразумному» или «неадаптированному» паразиту, может довести эксплуатацию своего хозяина до такой степени, что погубит и себя.

5. Концепции местообитания, экологической ниши и гильдии

Определения

Местообитание организма — это место, где он живет, или место, где его обычно можно найти. *Экологическая ниша* — понятие более емкое, включающее в себя не только физическое пространство, занимаемое организмом, но и функциональную роль организма в сообществе (например, его трофическое положение) и его положение относительно градиентов внешних факторов — температуры, влажности, pH, почвы и других условий существования. Эти три аспекта экологической ниши удобно обозначить как *пространственную нишу*, или *нишу места*, *трофическую нишу* и *многомерную нишу*, или *нишу как гиперобъем*. Следовательно, экологическая ниша организма зависит не только от того, где он живет, но включает также общую сумму его требований к окружающей среде. Концепция ниши оказывается наиболее полезной для количественных оценок различий между видами (или внутри вида в разных местах и в разное время) по одному или немногим основным (т. е. операционально значимым) признакам. Для характеристики ниши чаще всего используются два измерения — *ширина ниши* и *перекрывание ниши* с соседними. Группы видов в сообществе, обладающих сходными функциями и нишами одинакового размера, называются *гильдиями*. Виды, занимающие одинаковые ниши в разных географических областях, называются *экологическими эквивалентами*.

Объяснения и примеры

Термин «местообитание» широко используется не только в экологии, но и в других областях науки. Так, местообитание водных насекомых: клопа-гладыша (*Notonecta*) и плавта (*Corixa*), показанных на рис. 7.12, — это мелководные, покрытые растительностью пространства (литоральная зона) прудов и озер, куда можно пойти, чтобы собрать этих замечательных водных клопов. Эти виды занимают, однако, очень разные трофические ниши. Гладыш — активный хищник, а плавт питается преимущественно разлагающейся растительностью. Другой пример разделения ниш, основанного на способах питания, показан на рис. 7.4. В экологической литературе можно найти множество подобных примеров сосуществования видов, использующих разные источники энергии.

Местообитание может также обозначать место, занимаемое целым сообществом. Например, местообитание шалфейного сообщества песчаной степи — это гряды холмов с песчаной почвой, тянущиеся вдоль северных берегов рек на юге Великих равнин в



Рис. 7.12. Два водяных клопа (Hemiptera) — *Notonecta* (*А*) и *Corixa* (*Б*), которые живут в одном и том же местообитании, но из-за различий в питании занимают разные трофические ниши.

США. В данном случае местообитание слагается преимущественно из физических, или абиотических, комплексов, тогда как местообитание упомянутых выше водных клопов включает живые и неживые объекты. Таким образом, местообитание одного организма или группы организмов (популяции) включает помимо абиотической среды также и другие организмы. Для описания местообитания сообщества достаточно только последнего. Во избежание недоразумений важно различать эти два возможных применения термина «местообитание».

Экологическая ниша — понятие более новое и оно не имеет столь широкого применения вне экологии. Расплывчатые, хотя и полезные термины, такие, как ниша, трудно определить и выразить количественно; в данном случае лучше всего рассматривать историю возникновения понятия. Джозеф Гриннелл (Joseph Grinnell, 1917, 1928) пользовался словом ниша «для обозначения основной единицы распределения, в пределах которой данный вид удерживают его структурные и инстинктивные ограничения...; на одной и той же территории не может быть двух видов, которые долго занимали бы совершенно идентичную экологическую нишу». (По случайному совпадению, последнее утверждение предшествовало экспериментам Гаузе, продемонстрировавшим принцип конкурентного исключения; см. рис. 7.2.) Таким образом, Гриннелл трактовал нишу преимущественно как микроместообитание или то, что мы назвали бы теперь *пространственной нишей.* Чарлз Элтон (Ch. Elton, 1927, и последующие публикации) в Англии был одним из первых, кто придал термину «ниша» смысл «функционального статуса организма в сообществе». Поскольку Элтон имеет очень большое влияние на экологическое мышление, представление о том, что ниша не есть синоним местообитания, получило широкое распространение, а поскольку он уделял основное внимание энергетическим отношениям, его вариант этого понятия можно обозначить как трофическую нишу.

В 1957 г. Хатчинсон показал, что нишу можно рассматривать как многомерное пространство или гиперобъем, в пределах которого условия среды позволяют существовать особи или виду неопределенно долго. Нишу Хатчинсона, которую мы будем называть *многомерной*, или *гиперпространственной, нишей*, можно описать с помощью количественных характеристик и оперировать с ней математически. Например, двумерные климаграммы (рис. 5.15), изображающие климатическую нишу одного вида птиц и одного вида плодовой мухи, можно расширить путем введения ряда новых координат, учитывающих другие параметры окружающей среды. Хатчинсон (Hutchinson, 1965) различал также *фундаментальную нишу* — наибольший «абстрактно заселенный гиперобъем», когда вид не ограничен конкуренцией с другими видами, и *реализованную нишу* — меньший гиперобъем, занятый в условиях биотических ограничений. Эти два понятия двумерных ниш иллюстрируются на рис. 7.13, *А* и *В*.

Вандермеер (Vandermeer, 1972) несколько расширил концепцию реализованной ниши Хатчинсона, включив в нее допущение о том, что если в данном местообитании имеется 0, 1, 2, 3,... *n* взаимодействующих видов, то их реализованные ниши будут различными. В отсутствие потенциальных конкурентов вид занимает оптимальную (или фундаментальную, по Хатчинсону) нишу, но при наличии других сходных видов следует говорить не об одной реализованной нише, а о целом ряде частных ниш, число которых зависит от числа потенциальных конкурентов. Итак, Вандермеер рекомендует пользоваться термином *частная ниша* вместо термина «реализованная ниша». Простая аналогия из повседневной жизни, вероятно, может помочь нам разобраться в этих перекрывающихся и иногда противоречивых вариантах применения в экологии термина «ниша». Если в нашем человеческом обществе мы хотим с кем-то познакомиться, то для начала нам необходимо узнать адрес этого человека, т. е. место, где его можно найти. «Адрес» здесь соответствует местообитанию организма. Однако, чтобы узнать человека как следует, желательно знать о роде его занятий, его интересы, знакомых и вообще роль, которую он играет в жизни общества. В данном случае профессия будет аналогом ниши.

Сходная ситуация наблюдается при изучении организмов: знание местообитания — это только начало. Для определения статуса организма в природном сообществе мы должны располагать некоторыми сведениями о его активности, в частности о питании, источниках энергии и путях ее распределения; нужно, кроме того, знать соответствующие популяционные характеристики, такие, как внутренняя скорость роста, приспособленность и т. д., и, наконец, нужно знать о влиянии данного организма на другие организмы, с которыми он взаимодействует, и о той степени, в ка-

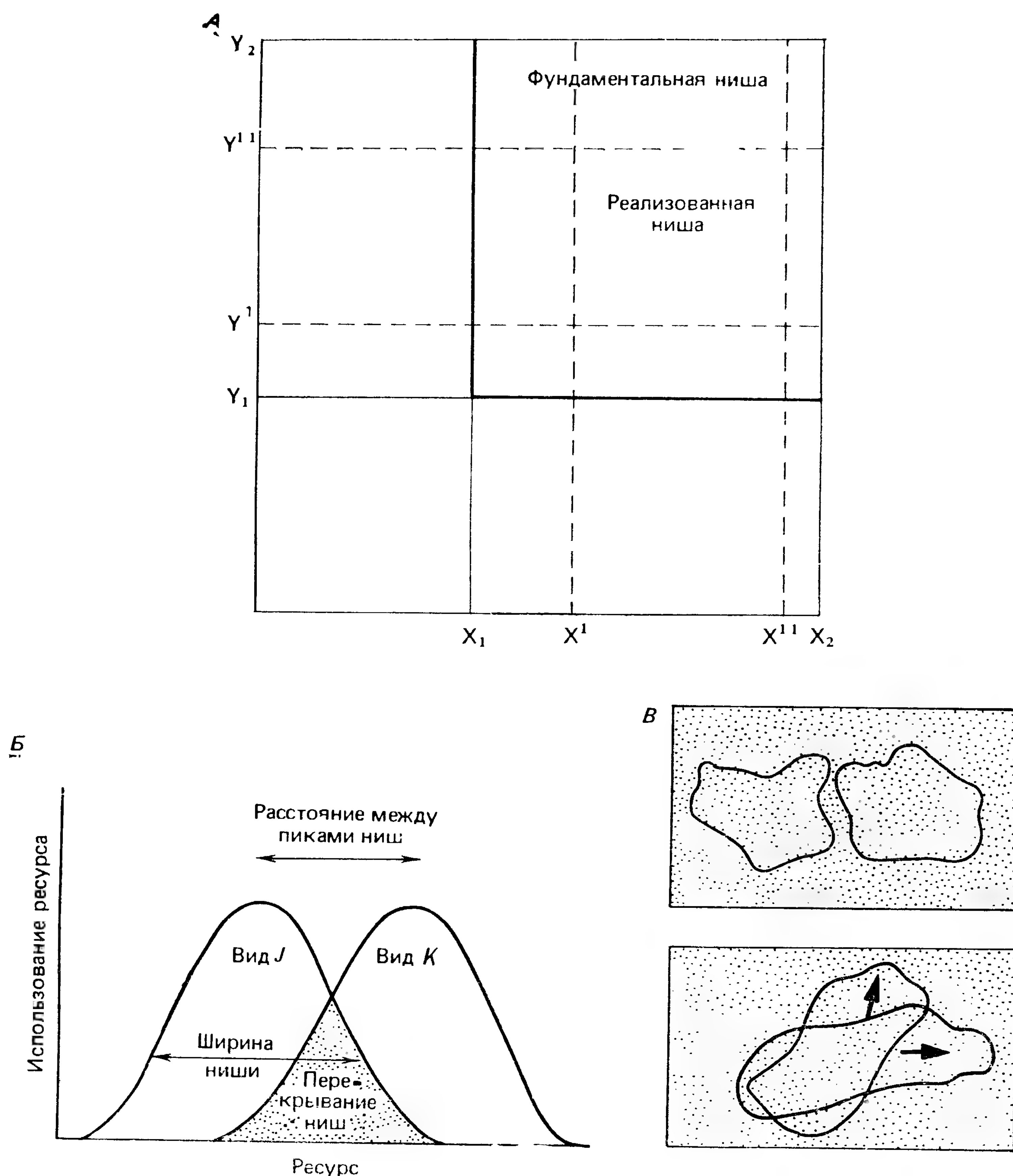


Рис. 7.13. Схематическое представление концепций ниши. *А* и *В* — ниша как гиперобъем. На верхней диаграмме *В* два вида занимают не перекрывающиеся ниши, на нижней диаграмме ниши перекрываются настолько сильно, что возникает жестокая конкуренция, приводящая к дивергенции (показано стрелками). *Б*. Распределение активности двух видов вдоль оси, имеющей размерность ресурса, иллюстрирует концепцию ширины ниши и перекрывания ниш.

кой он воздействует или может воздействовать на важные события в экосистеме.

Мак-Артур (MacArthur, 1968) отметил, что экологический термин «ниша» и генетический термин «фенотип» — понятия аналогичные; оба они связаны с неопределенным числом признаков, имеют некоторые или даже все общие переменные и оба весьма полезны при установлении различий между особями и видами. Таким образом, ниши сходных видов, объединенных одним общим местообитанием, можно точно сравнить, если проводить сравнение

лишь по нескольким операционально значимым переменным. Мак-Артур сравнивает ниши четырех видов американских лесных певунов (Parulidae). Все они размножаются в одном макроместообитании — еловом лесу, но собирают корм и гнездятся на разных частях елей. Для этой ситуации Мак-Артур построил математическую модель, представляющую собой систему уравнений конкуренции в матричной форме. Коэффициенты конкуренции в модели вычислялись для взаимодействий каждого вида с каждым из трех других. В одной из пар видов наблюдалась особенно жестокая конкуренция, поэтому весьма вероятно, что в отсутствие любого из этих двух видов другой займет вакантное пространство ниши. Общая тенденция уменьшения ниши при конкуренции между видами иллюстрируется на рис. 7.3.

Термин гильдия в современной экологической литературе часто используется в применении к группам видов, таким, как изученные Мак-Артуром лесные певуны, роль которых в сообществе одинакова или сравнима (см. Root, 1967, который первым указал на возможность такого использования термина). Можно привести и другие примеры гильдий — это осы, паразитирующие на популяциях питающихся нектаром насекомых, улитки, живущие в листовой подстилке леса, и лианы, проникающие в полог тропического леса. Гильдия — удобная единица для изучения взаимодействий между видами, однако при анализе сообщества ее можно рассматривать как функциональную единицу, в результате чего отпадает необходимость рассматривать все до единого виды по отдельности.

Разделение микроместообитаний или пространственных ниш внутри гильдий широко распространено, являясь почти правилом. Два примера показаны на рис. 7.14. У шести из семи видов лесных слизней более четко разделяются ниши в областях питания, тогда как у пяти видов бокоплавов наблюдается значительное перекрывание ниш вдоль градиента солености.

В качестве показателей при сравнении ниш крупных растений и животных часто пользуются результатами промеров морфологических признаков. Например, Ван Вален (Van Valen, 1965) нашел, что показателем «ширины ниши» могут служить длина и толщина клюва у птиц (клюв, конечно, отражает вид потребляемой пищи). Оказалось, что коэффициенты вариации толщины клювов у островных популяций шести видов птиц больше, чем у материковых; это соответствует большей ширине ниш (большему разнообразию занимаемых местообитаний и типов пищи) на островах, где меньше конкурирующих видов. Конкуренция внутри вида часто сильно уменьшается, если разные стадии жизненного цикла занимают разные ниши. Головастики, например, — растительноядные, а взрослые лягушки, обитающие в том же самом пруду, — хищники. Разделение ниш можно наблюдать даже между разными полами. У дятлов рода *Picoides* (старое название —

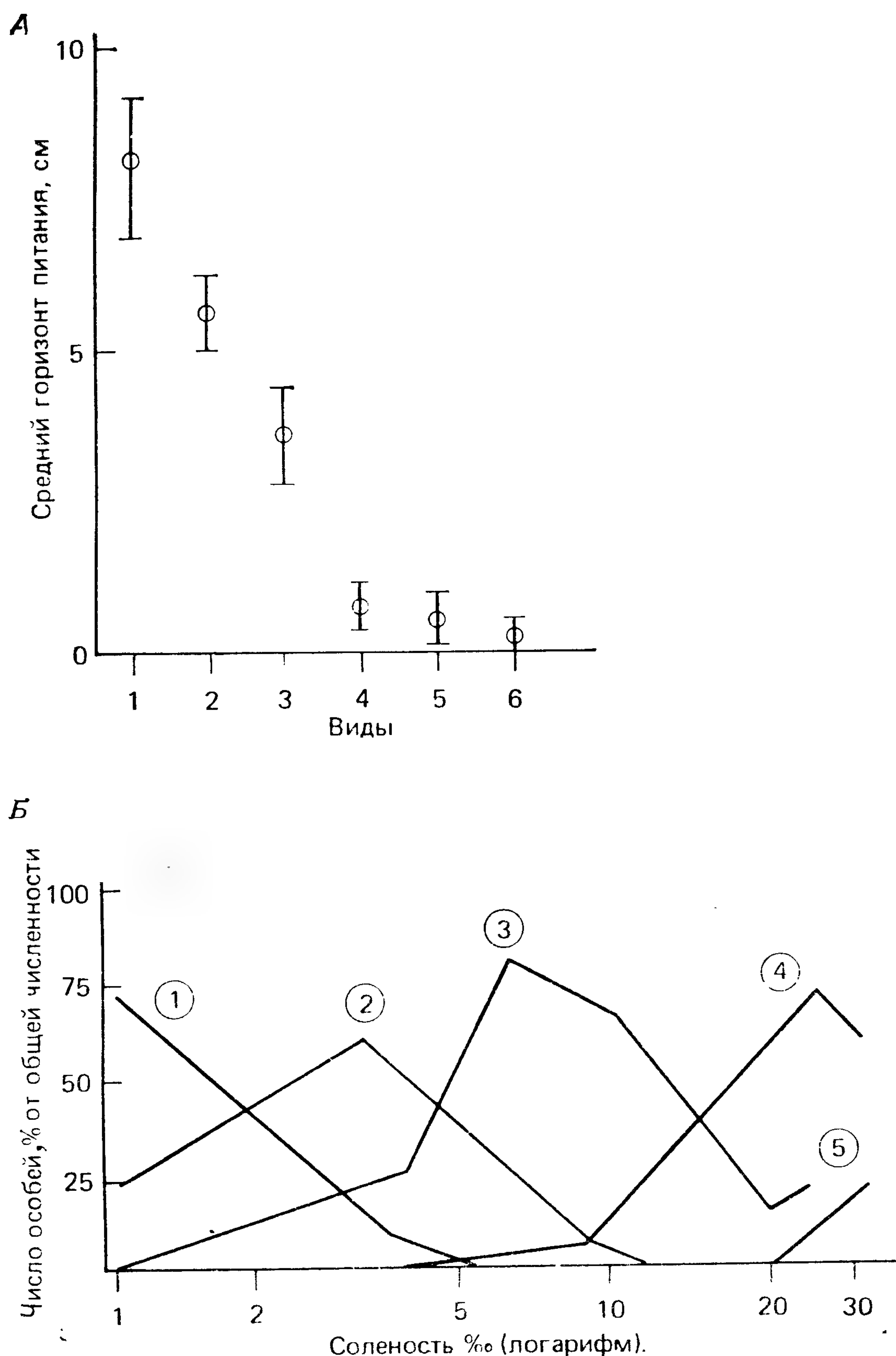


Рис. 7.14. *А*. Разделение ниш по высоте обитания у лесных слизней. (По Junnings, Barkham, 1979.) *Б*. Расположение местообитаний бокоплавов вдоль градиента солености. (По Fenchel, Kalding, 1979.)

Dendrocopus) самки и самцы различаются по величине клюва и пищевому поведению (Ligon, 1968). У ястребов, как и у многих насекомых, особи разного пола заметно различаются по размерам тела и, следовательно, по характеристикам пищевых ниш.

Можно ожидать, что введение в природные экосистемы как биогенных элементов, так и токсичных химических веществ в большей степени изменяет соотношение ниш тех видов, которые наиболее подвержены этому воздействию. Так, Бакелар и Одум (Bakelaar, Odum, 1978) при изучении влияния производимого в промышленных масштабах удобрения, содержащего N, P и K, на растительность залежи обнаружили, что в результате применения этого удобрения ширина ниши и перекрывание ниш не изменились у большинства видов, но у главного доминанта — золо-

тарника (один из видов *Solidago*) ширина ниши существенно увеличилась, численность его возросла за счет растения-кодоминанта (одного из видов *Aster*).

В следующем разделе мы рассмотрим, в какой степени распределение видов по обилию внутри трофических уровней, таксономических групп (птицы, насекомые и т. д.) и сообществ в целом позволяет нам лучше понять природу взаимодействия ниш.

Виды, занимающие одну и ту же или похожие ниши в разных географических областях, называются *экологически эквивалентными*, причем в соприкасающихся областях эти виды обычно близкородственны таксономически, тогда как в несоприкасающихся областях они часто не имеют родственных связей. В разных флористических и фаунистических областях сообщества сильно различаются по видовому составу, но во всех тех местах, где независимо от географического положения физические условия одинаковы, развиваются сходные экосистемы. Эквивалентные функциональные ниши оказываются занятыми теми биологическими группами, которые имеются в фауне и флоре данной области. Так, экосистемы типа злаковников развиваются повсюду, где имеются соответствующие климатические условия, но виды злаков и травоядных могут быть совершенно различными, особенно если эти области разделены мощными барьерами. Крупные кенгуру Австралии экологически эквивалентны бизонам и антилопам Северной Америки (на обоих континентах этих животных теперь в значительной степени замещают коровы и овцы).

Табл. 7.3 и 7.4 иллюстрируют два примера экологической эквивалентности в местообитаниях морского берега и степи. Брюхоногие моллюски, сменяющие друг друга по высоте берега на побережье Северной и Южной Америки, все принадлежат к одному

Таблица 7.3. Экологические эквиваленты в трех главных нишах четырех зон побережья Северной и Центральной Америки

Ниша	Тропики	Северо-западное побережье	Мексиканский залив	Северо-восточное побережье
Питание растениями на литоральных камнях	*Littorina ziczac*	*L. danaxis* *L. scutelata*	*L. irrorata*	*L. littorea*
Хищничество на дне	Лангуст (*Panulirus*)	Королевский краб (*Paralithodes*)	Каменный краб (*Menippe*)	Омар (*Homarus*)
Планктоноядная рыба	Анчоус	Тихоокеанская сельдь, сардина	Менхеден, пальцепер	Атлантическая сельдь, помолобус

роду, но птицы в степях Канзаса и Чили относятся к разным семействам.

Таблица 7.4. Экологические эквиваленты среди видов степных птиц в Канзасе и Чили[1]

Экологические эквиваленты (пары видов)	Размеры тела, мм	Длина клюва, мм	Отношение толщины клюва к его длине
Восточный трупиал *(Sturnella magna)* Канзас	236	32,1	0,36
Красногрудный трупиал *(Pezites militaris)* Чили	264	33,3	0,40
Саванный воробей *(Ammatramus savannarum)* Канзас	118	6,5	0,60
Желтый степной вьюрок *(Sicalis luteula)* Чили	125	7,1	0,73
Рогатый жаворонок *(Eromorphila alpestris)* Канзас	157	11,2	0,50
Чилийский конек *(Anthus correnderas)* Чили	153	13,0	0,42

[1] Три вида из каждого региона различаются своими нишами питания, на что указывают различия величины тела и размеров клюва, но каждая пара эквивалентов очень сходна морфологически, что указывает на большое сходство ниш. Трупиалы таксономически близко родственны, вторая пара родственна только на уровне семейства, виды третьей пары принадлежат разным семействам (По Cody, 1974.)

6. Видовое, структурное и генетическое разнообразие в сообществах

Определения

Из общего числа видов какого-либо трофического уровня или сообщества в целом обычно лишь немногие бывают *доминирующими*, т. е. имеют значительную численность (большую биомассу, продуктивность или другие показатели «значимости»); бо́льшая же часть относится к редким видам (т. е. имеет низкие показатели «значимости»). Правда, иногда доминантные виды отсутствуют, а многие виды характеризуются промежуточным обилием. Видовое разнообразие слагается из двух компонентов: 1) *видового богатства*, или плотности видов, которое характеризуется общим числом имеющихся видов, и 2) *выровненности*, основанной на относительном обилии или другом показателе значимости вида

и положении его в структуре доминирования. Видовое разнообразие увеличивается при увеличении размеров площади и при продвижении от высоких широт к экватору. В сообществах же. подвергающихся стрессовым воздействиям, видовое разнообразие невелико; но, кроме того, оно может снижаться в результате конкуренции в старых сообществах, существующих в стабильной физической среде. Большую роль играют два других типа разнообразия: 1) *структурное* разнообразие, которое является следствием зональности, стратифицированности, периодичности, пятнистости, наличия пищевых сетей и других способов ранжирования компонентов популяций микроместообитаний, и 2) *генетическое* разнообразие, т. е. поддержание генотипических гетерозиготности, полиморфизма и другой генотипической изменчивости, которая вызвана адаптационной необходимостью в природных популяциях. Многие экологи уже знают, что уменьшение видового и генотипического разнообразия, происходящее вследствие деятельности человека, ставит на грань риска возможность будущих адаптаций как в природных экосистемах, так и в агроэкосистемах.

Объяснения

Характерной чертой структуры сообществ в северных широтах, а также сообществ тропических областей с чередованием дождливых и сухих сезонов является наличие немногих обычных, или доминантных, видов, представленных большим числом особей, и многих редких видов, представленных малым числом особей. Во влажных тропиках, где нет смены сезонов, обычно насчитывается множество видов с низким относительным обилием. Общую тенденцию увеличения числа видов с севера на юг иллюстрирует рис. 7.15. Другая общая тенденция, или закон, природы состоит в том, что число видов возрастает с увеличением площади и, вероятно, также с увеличением эволюционного времени, в течение которого происходили колонизация, специализация ниш и видообразование (см. Preston, 1960; Sanders, 1968).

Для анализа видового разнообразия в разных ситуациях применяют два широких подхода: 1) сравнения, основанные на формах *кривых относительного обилия* или *доминирования—разнообразия*, и 2) сравнения, основанные на *индексах разнообразия*, представляющих собой отношения или другие математические выражения зависимости между числом видов и их значимостью. Позднее мы более подробно рассмотрим эти подходы, но прежде всего важно уметь различать два основных компонента видового разнообразия, которые могут по-разному реагировать на географические, физические и эволюционные факторы. Один из главных компонентов — *видовое богатство* (*многообразие*), или *плотность, видов*; это просто общее число видов, которое в сравнительных целях обычно

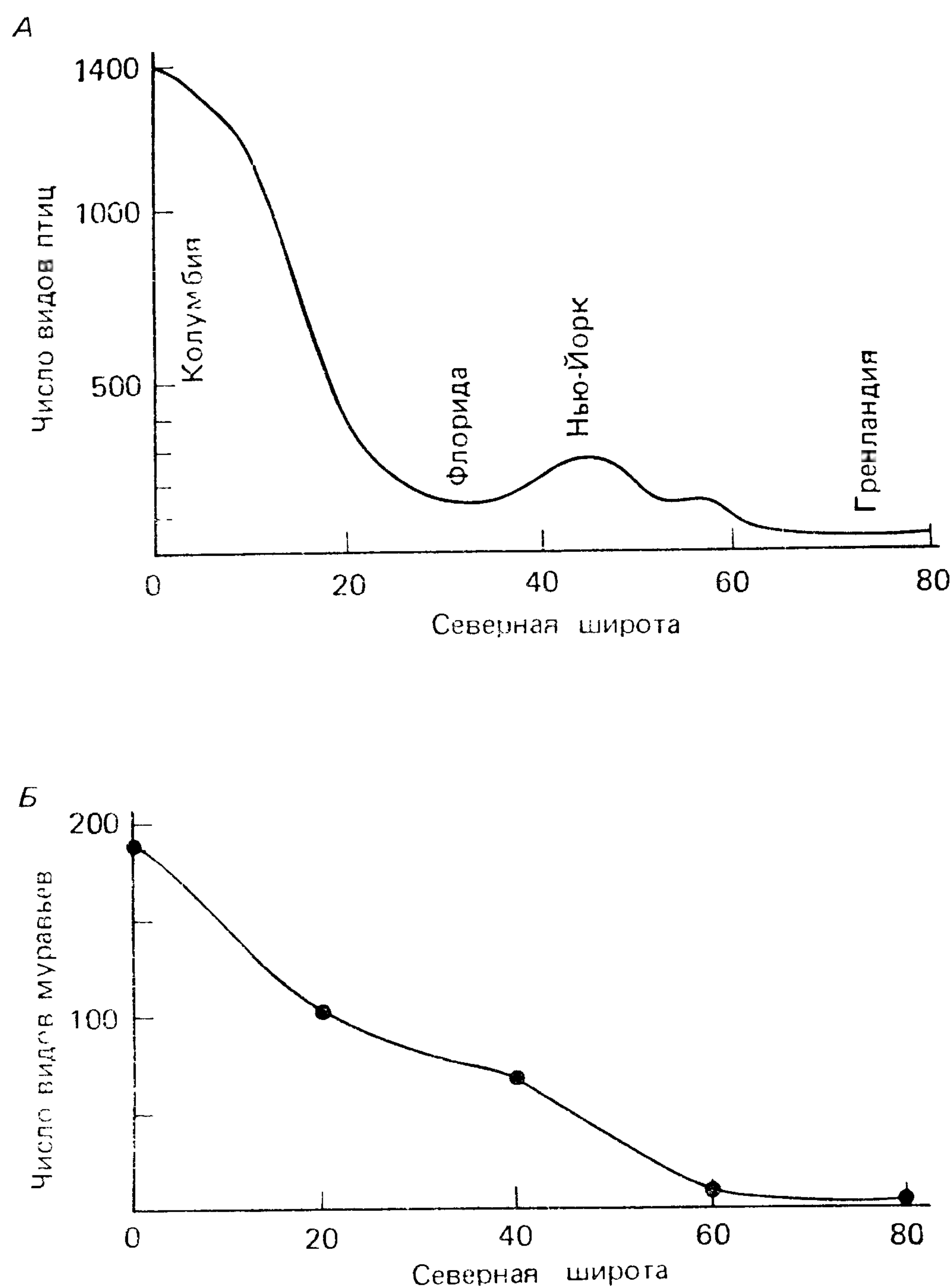
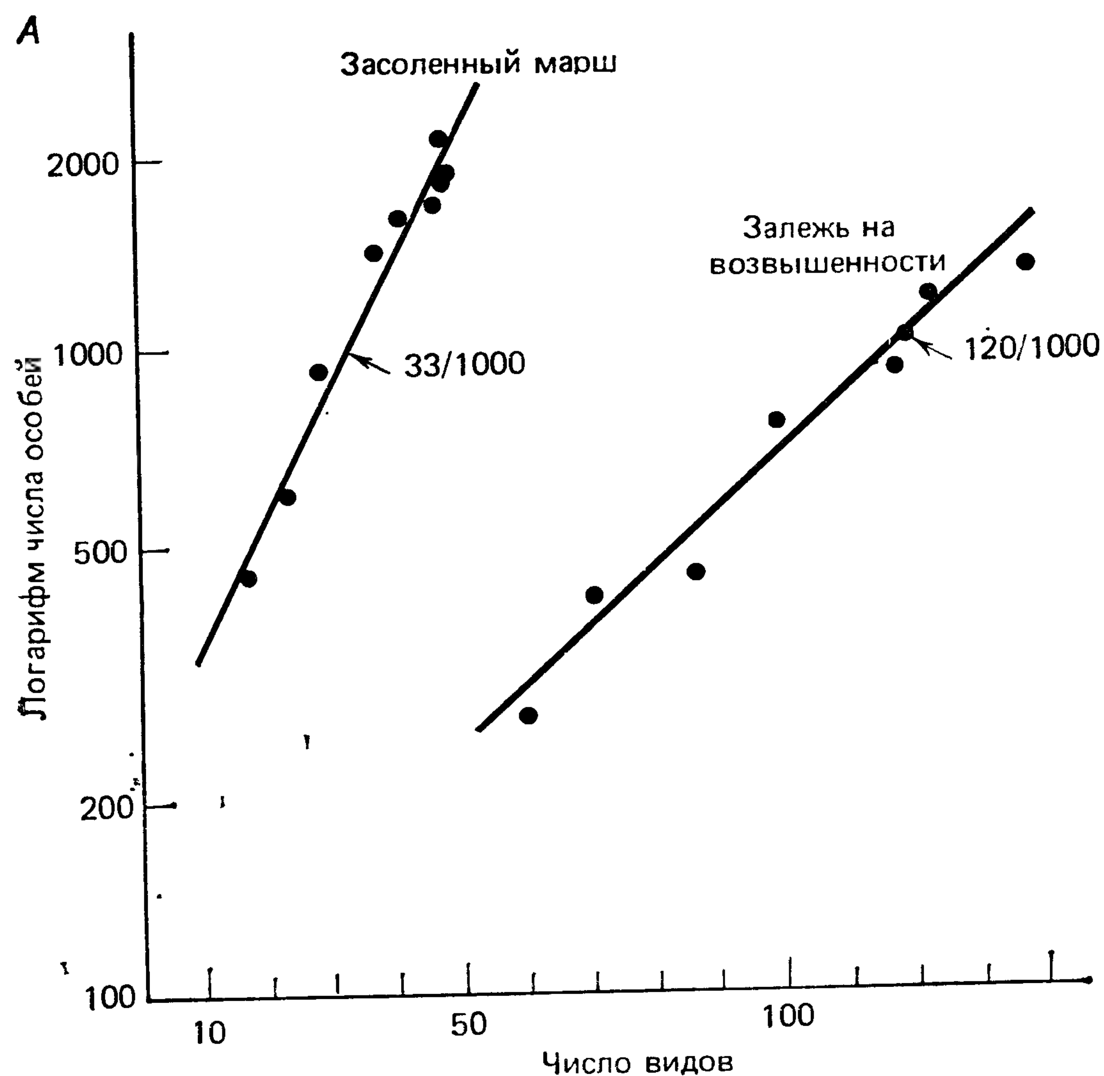


Рис. 7.15. Широтный градиент числа видов гнездящихся наземных птиц (*А*) и числа видов муравьев (*Б*). (Fischer, 1960.)

выражается как отношение числа видов к площади или числа видов к числу особей. Часто, но далеко не всегда, существует логарифмическая зависимость между числом видов и числом особей (прямая линия в полулогарифмических координатах), и число видов представляет собой степенну́ю функцию от площади (прямая линия в двойных логарифмических координатах), как показано на рис. 7.16,*А*, *Б*. Из рис. 7.16,*Б* видно, что на увеличение числа видов с увеличением площади оказывают влияние как разнообразие местообитаний, так и площадь per se. Соотношения виды/площадь обычно используются для определения оптимальной величины пробы и для предсказания числа видов на большей площади, чем та, где брались пробы. По данным Коннора и Мак-Коя (Connor, McCoy, 1979), хорошее приближение кривых виды/площадь получается при использовании нескольких различных уравнений (в том числе степенной функции в двойной логарифмической шкале), но ни одно из них не имеет биологического смысла.



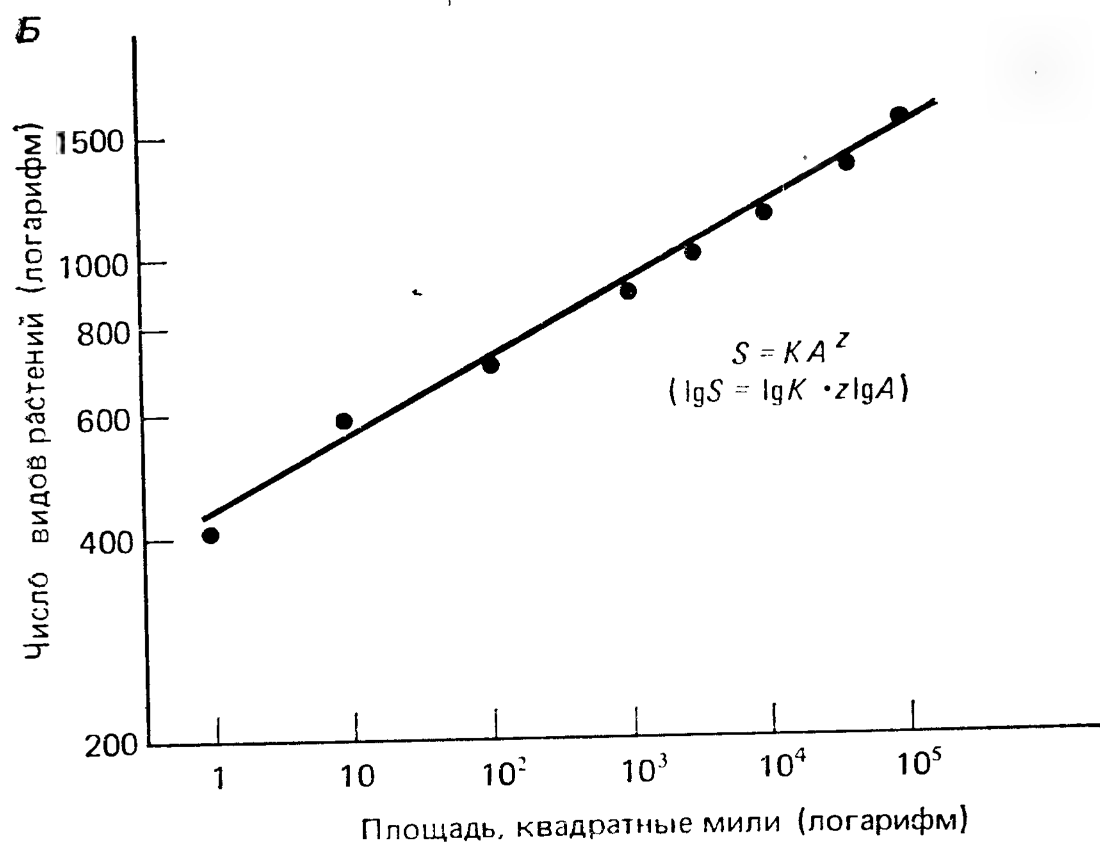


Рис. 7.16. *А*. Соотношение между числом видов и числом особей на засоленных маршах и залежных землях в Джорджии. При логарифмической зависимости в качестве индекса разнообразия можно использовать число видов на 1000 особей. *Б*. Зависимость между площадью и числом видов растений (Великобритания). Линии регрессии проходят с наклоном от 0,1 до 0,35. Низкие величины характерны для континентов, высокие — для островов. (См. Connor, McCoy, 1979.)

Второй важный аспект разнообразия — *выровненность* относительного распределения особей среди видов. Например, две системы, каждая из которых состоит из десяти видов и 100 особей, могут иметь одинаковые индексы разнообразия S/N, но совершенно различные индексы выровненности в зависимости от распределения 100 особей между десятью видами. Так, в одном крайнем случае распределение может иметь вид: 91—1—1—1—1—1—1—1—1—1 (минимальная выровненность и максимальное доминирование), а в другом крайнем случае — по десяти особей на каждый вид (максимальная выровненность и отсутствие доминирования). Выровненность, как правило, высока и постоянна среди популяций птиц (вероятно, это обусловлено их территориальным поведением), а различия этого показателя в разных сообществах и географических зонах определяются главным образом видовым богатством (Tramer, 1969). Напротив, у растений и фитопланктона выровненность в среднем низка, и оба компонента подвержены значительным вариациям (Austin, Tomoff, 1978).

Наилучший способ представить оба компонента разнообразия — построить график, где в логарифмическом масштабе отложено число особей (биомасса, продуктивность или другие подходящие меры значимости) каждого вида, а на оси x — ранжированная последовательность видов от наиболее обильного до наименее обильного. Линия, соединяющая точки или проходящая близко от них, названа Уиттэкером (Whittaker, 1965, 1972) *кривой доминирования—разнообразия*. Еще одно удачное название — «кривая значимости видов» — было предложено Пианкой (Pianka, 1978). На рис. 7.17 показаны три основные формы, которые может иметь такая кривая, построенная для гипотетической выборки из 1000 особей и 20 видов. Если наиболее обильный вид в два раза многочисленнее следующего за ним по обилию, а этот в свою очередь вдвое многочисленнее третьего и т. д., то на графике мы получаем прямую линию (рис. 7.17, *I*). Отсюда можно предположить, что первый вид занимает половину доступного пространства ниш, второй — половину оставшегося пространства (25% исходного) и т. д. Иными словами, каждый вид занимает прежде всего свободную нишу, не перекрывающуюся с другими. Если, однако, пространство ниш поделено на случайные, соприкасающиеся и неперекрывающиеся участки, то получится совершенно другая кривая (рис. 7.17, *II*). Эта кривая изображает модель «разломанного стержня», предложенную Мак-Артуром (MacArthur, 1957). Эти две возможности представляют крайние случаи, обычно же распределение в природе имеет вид промежуточной S-образной кривой (рис. 7.17, *III*), что указывает на более сложный характер дифференциации и перекрывания ниш. Об этом свидетельствует логнормальное распределение видов по значимости (рис. 7.17, *III*). (См. Preston, 1948; Whittaker, 1972, и

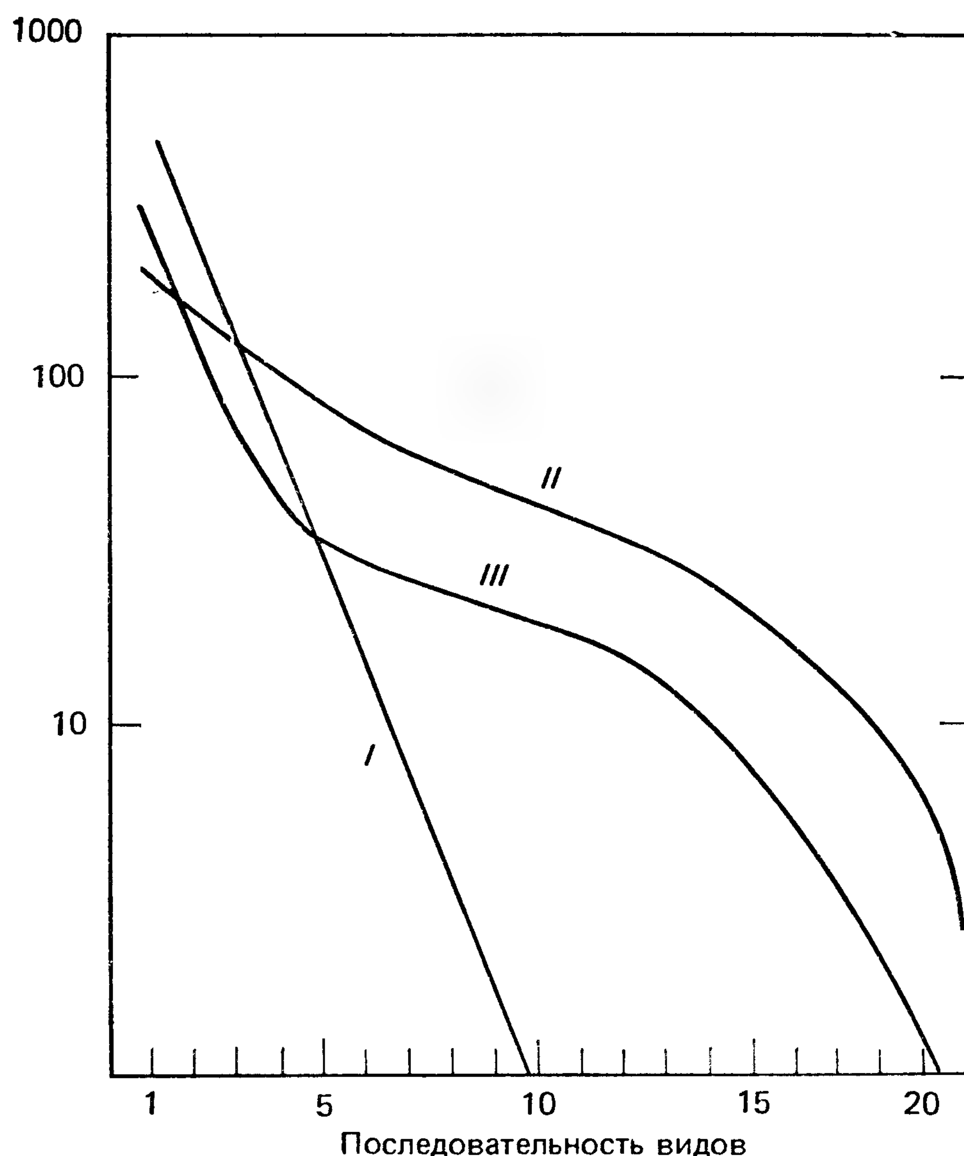


Рис. 7.17. Кривые доминирования—разнообразия для гипотетической выборки, состоящей из 1000 особей, относящихся к 20 видам. По оси ординат отложено число особей каждого вида, а по оси абсцисс — порядковый номер вида в последовательности от более обильного к менее обильному. *I* — геометрический ряд с приоритетами в захвате ниш; *II* — ниши не перекрываются, их величина случайна; *III* — промежуточная система, соответствующая *S*-образной кривой; ниши многомерны и перекрываются, что обусловливает логнормальное распределение видов по значимости. (Whittaker, 1965.)

рис. 7.21, *Б*.) У групп с интенсивной межвидовой конкуренцией и территориальным поведением, например у лесных птиц, характер распределения соответствует представлению о неперекрывающихся случайных нишах, как на кривой *II*; простые геометрические последовательности (кривая *I*) характерны для некоторых растительных сообществ в суровых условиях окружающей среды. Как было подчеркнуто в разд. 2, большинство видов в природных открытых системах сосуществует в условиях соревнования за ресурсы, а не в условиях прямой конкуренции; множество адаптаций дает возможность делить ниши без конкурентного исключения из местообитания. Таким образом, наиболее вероятную модель изображает кривая *III*, особенно для ненарушенных сообществ.

В общем расположение видов по степени значимости, как на рис. 7.17 и 7.18, не только точно отражает богатство и относительное обилие видов как компонентов видового разнообразия, но и объясняет, каким образом подразделяется пространство ниш.

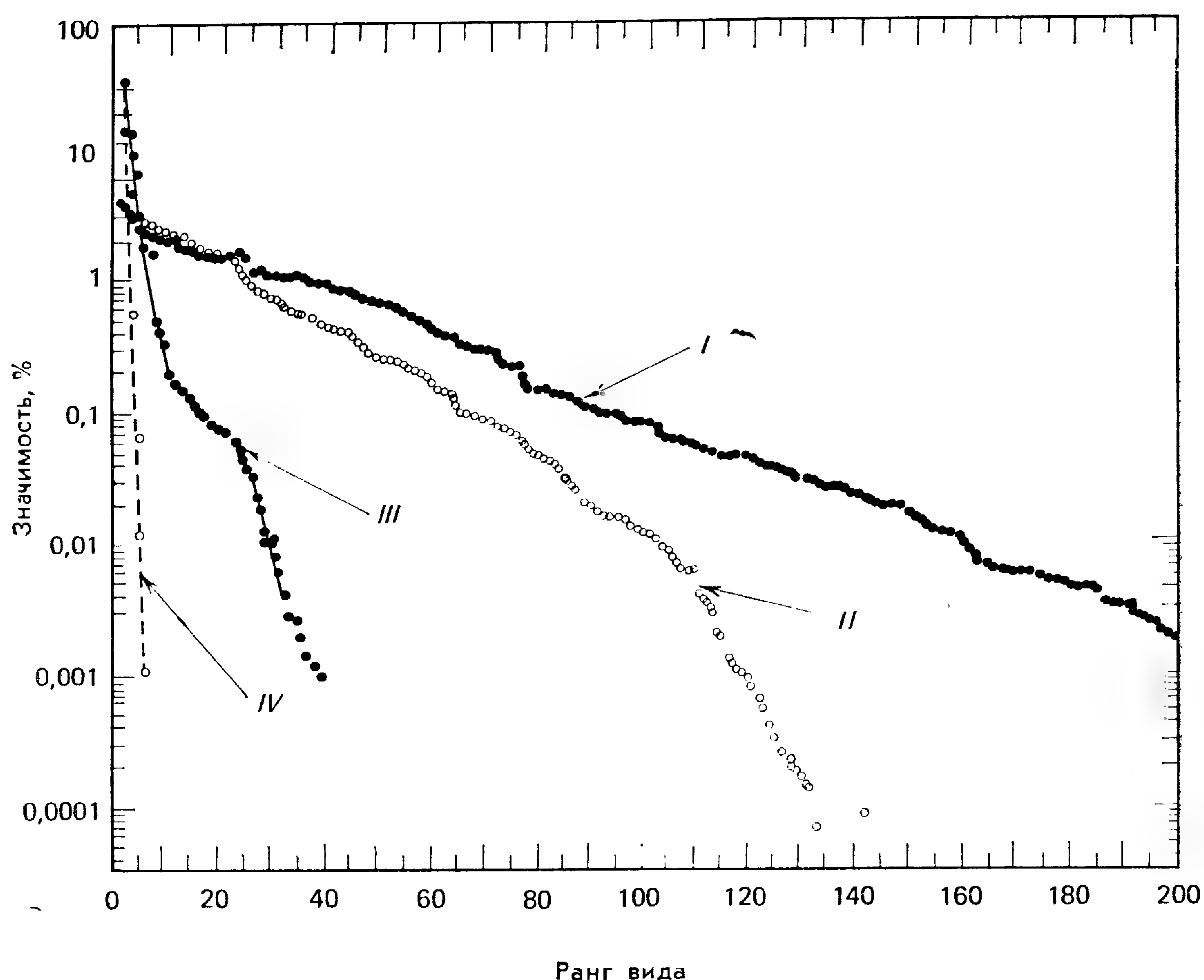


Рис. 7.18. Сравнение кривых доминирования—разнообразия для двух тропических лесов и двух лесов умеренной зоны. Оценки значимости видов в лесах умеренной зоны основаны на чистой годовой продукции, в сухом лесу Коста-Рики — на площади оснований (площадь сечений всех стволов данного вида), в лесу Амазонки — на биомассе надземных частей. (Hubbel, 1979.) *I* — влажный тропический лес (Манаус, Бразилия); *II* — сухой тропический лес (Гуанакасте, Коста-Рика); *III* — сырой лес умеренной зоны (Смоки-Маунтинс, Теннесси); *IV* — горный (субальпийский) лес умеренной зоны (Смоки-Маунтинс, Теннесси).

Чем выше кривая и чем более она уплощена, тем больше при данном числе видов общее разнообразие; так, на рис. 7.17 разнообразие *II*>разнообразие *III*>разнообразие *I*. Чем круче идет кривая, тем меньше общее разнообразие и сильнее доминирование одного или нескольких видов. В стрессовых ситуациях независимо от того, вызваны ли они естественными причинами (например, суровыми погодными условиями) или антропогенным воздействием (например, загрязнения), кривая становится более крутой. Таким образом, кривую доминирования—разнообразия можно использовать для оценки влияния нарушений на видовую структуру.

При другом подходе используются индексы разнообразия. В табл. 7.5 приведены четыре наиболее употребительных индекса и некоторые их варианты. *А* — индекс видового богатства; *Г* — индекс выровненности; *Б* и *В* содержат комбинацию обоих компонентов и, таким образом, представляют собой обобщенные индексы разнообразия. Индекс Симпсона показывает «концентрацию» доминирования, так как его величина тем больше, чем сильнее

доминирование одного или немногих видов. Единица минус индекс Симпсона (или просто обратная ему величина) становится индексом разнообразия, сравнимым с другими.

Таблица 7.5. Некоторые полезные показатели разнообразия

А. Индекс видового богатства[1] (d)

$$d=\frac{S-1}{\lg N} \quad \text{(также } S/N \text{ и } S \text{ на 100 особей)},$$

где S — число видов, N — число особей.

Б. Индекс Симпсона[2] (c)

$$c=\Sigma(n_i/N)^2, \text{ или } c=\Sigma n_i \left[\frac{n_i(n_i-1)}{N(N-1)}\right] \text{ индекс доминирования}$$

и

$$1-\Sigma(n_i/N)^2 \text{ и } \frac{1}{\Sigma(n_i/N)^2}, \text{ индекс разнообразия.}$$

где n_i — оценка значимости каждого вида (численность, биомасса и т. д.), N — сумма оценок значимости.

В. Индекс Шеннона[3] ($\overline{H}$)

$$\overline{H}=-\Sigma n_i/N \log(n_i/N), \quad \text{или } \overline{H}=-\Sigma P_i \log P_i,$$

где n_i — оценка значимости каждого вида, N — сумма оценок значимости, P_i — вероятность вклада каждого вида.

Г. Индекс выровненности Пиелу[4] (e)

$$e=\frac{\overline{H}}{\log S},$$

где $\overline{H}$ — индекс Шеннона, S — число видов.

[1] Simpson, 1949.

[2] См. Margalef 1958, — логарифмический индекс; Menhinick, 1964, — индекс квадратного корня; H. T. Odum, Cantlon, Kornicker, 1960, — индекс S/1000 особей.

[3] Shannon, Weawer, 1949; Margalef, 1968.

[4] См. Pielou, 1966; другие типы показателя выровненности — см. Lloyd, Ghelardi, 1964.

Примечание. При расчете величин d, $\overline{H}$ и e обычно пользуются натуральными логарифмами ($\log_e$), но для вычисления $\overline{H}$ иногда применяют логарифм с основанием 2 ($\log_2$), чтобы сразу получить эту величину в битах на особь.

Из двух обобщенных индексов индекс Симпсона придает обычным видам больший вес (поскольку при возведении в квадрат малых отношений n_i/N получаются очень малые величины). Индекс Шеннона придает больший вес редким видам. Так как индекс Шеннона заимствован из теории информации и представляет собой формализацию, которая широко используется при оценке сложности и содержания информации в любых типах систем, он лучше всего подходит для целей сравнения в тех случаях, когда нас не интересуют компоненты разнообразия по отдельности.

И коль скоро $\bar{H}$ вычислено, мы можем, поделив эту величину на логарифм числа видов, легко получить индекс выровненности ($Г$ в табл. 7.5). Индекс Шеннона к тому же почти не зависит от величины пробы и вследствие того, что N — всегда целое число, характеризуется нормальным распределением (Bowman et al., 1970; Hutcheson, 1970); это обстоятельство позволяет использовать обычные статистические методы для проверки значимости различий между средними. Лайонс (Lyons, 1981) показал, что если известно число особей, то в таких статистических тестах могут быть использованы показатели биомассы или продуктивности (нецелые величины), которые с экологической точки зрения часто оказываются более подходящими.

Поскольку стабильные экосистемы, такие, как дождевой лес или коралловые рифы, обладают высоким видовым разнообразием, возникло искушение сделать вывод, что разнообразие повышает стабильность. Маргалеф (Margalef, 1968) выразил это так: «Эколог видит в разнообразии, измеренном любым способом, проявление возможности построить системы с обратной связью». Однако результаты более поздних исследований и критические обзоры, начиная с симпозиума 1969 г. «Разнообразие и устойчивость экологических систем», материалы которого вышли под редакцией Вудвелла и Смита (Woodwell, Smith, 1969), и кончая статьями в Трудах I международного экологического конгресса под редакцией Ван Доблена и Лоу-Мак-Коннелла (Van Doblen, Lowe-McConnell, 1975), показали, что связь между видовым разнообразием и устойчивостью сложнее, что положительная корреляция может быть вторичной и что, напротив, стабильность экосистемы может обусловливать высокое разнообразие. Хастон (Huston, 1979) пришел к выводу, что экосистемы, названные им «неравновесными», т. е. экосистемы, претерпевающие периодические возмущения, как правило, характеризуются бóльшим разнообразием, чем «равновесные» экосистемы, в которых сильнее выражены доминирование и конкурентное исключение. Вместе с тем Мак-Нотон (McNaughton, 1978) на основе изучения залежей и восточноафриканских злаковников заключил, что на уровне первичных продуцентов (растительности) видовое разнообразие служит средством функциональной стабильности сообщества. Однако, как говорится, хорошенького понемножку; многочисленные виды, вступая в конкурентную борьбу друг с другом, могут дестабилизировать экосистему (см. May, 1973). В природе нигде и никогда не достигается максимальное теоретическое разнообразие, т. е. не бывает так, что одновременно одинаково значимы многие виды; как правило, одни виды всегда более редки, чем другие. В тех случаях, когда разнообразие высоко, в среднем, по-видимому, достигается 80% максимальной выровненности (Odum, 1975). В ходе экологической сукцессии видовое разнообразие обычно увеличи-

вается. Однако это увеличение не всегда затрагивает старые или зрелые стадии, о чем будет сказано в следующей главе (разд. 1 и 2).

Основная трудность при изучении видового разнообразия состоит в том, что исследователи имеют дело только с частями сообществ, обычно с таксономическими группами (например, птицами или насекомыми) или, в лучшем случае, с одним трофическим уровнем. Для оценки разнообразия всего сообщества требуется, чтобы роли разных ниш и организмов разных размеров были «взвешены» каким-то образом на основе общего знаменателя, такого, например, как энергия. Некоторые возможные способы оценки см. Odum, 1982.

Представляется вероятным, что стабильность более тесно связана с функциональным, а не со структурным («урожай на корню») разнообразием (см. гл. 6, разд. 2).

Для того чтобы разнообразие внутри одного местообитания или типа сообщества не путать с разнообразием ландшафта или региона, который содержит смесь местообитаний, Уиттэкер (Whittaker, 1960) предложил следующие термины: 1) альфа-разнообразие для разнообразия внутри местообитания или внутри сообщества; 2) бета-разнообразие для разнообразия между местообитаниями и 3) гамма-разнообразие для разнообразия в обширных регионах биома, континента, острова и т. д.

Рассматривая трофические уровни, отдельные хорошо изученные зоны, такие, как донное население водоемов, или *другие* части сообщества, мы обнаруживаем, что большое влияние на видовое разнообразие оказывают функциональные связи между этими уровнями. Например, количество травоядных или хищников сильно влияет на разнообразие травостоя или жертв. Умеренное «хищничество» часто снижает плотность доминантов, предоставляя, таким образом, менее конкурентоспособным видам бо́льшие возможности для использования пространства и ресурсов. Разнообразие травянистой растительности на меловых возвышенностях Англии снизилось после того, как были огорожены пастбища для кроликов (Harper, 1969). Вместе с тем чрезмерный выпас оказывает стрессовое воздействие, уменьшая число видов до немногих несъедобных. Пейн (Paine, 1969) обнаружил, что как в тропических, так и в умеренных областях прикрепленные организмы литорали (где пространство в общем более ограничено, чем пища) характеризуются бо́льшим видовым разнообразием в тех местах, где активно действуют хищники и первого, и второго порядка. В таких ситуациях искусственное удаление хищников снижает видовое разнообразие всех прикрепленных организмов независимо от того, питались ими хищники или нет. Пейн приходит к выводу, что «локальное видовое разнообразие непосредственно зависит от эффективности, с которой хищники предотвращают мо-

нополизацию одним видом основных необходимых ресурсов среды». Этот вывод не всегда обязателен для местообитаний, где конкуренция за пространство менее напряженная. Деятельность человека, как правило, направлена в сторону уменьшения разнообразия и поощрения монокультур, однако часто человек увеличивает разнообразие местообитаний в ландшафте в целом, создавая открытые пространства в лесу, сажая деревья в прерии, интродуцируя новые виды и т. д. Разнообразие растений и мелких певчих птиц намного больше в старых, давно заселенных районах, чем во многих природных местообитаниях (гл. 2, разд. 7).

Виды не всегда служат лучшей экологической единицей для оценки разнообразия, так как различные стадии жизненного цикла или различные жизненные формы одного и того же вида часто занимают разные местообитания и экологические ниши и вносят, таким образом, свой вклад в разнообразие экосистемы. Гусеница и бабочка или лягушка и головастик играют значительно более разнообразные роли в сообществе, чем два вида гусениц или взрослых лягушек. Харпер (Harper, 1977) заметил, что «различные стадии жизненного цикла растений в такой же степени обусловливают разнообразие экосистемы, как и многочисленные виды». Следовательно, для оценки разнообразия не нужно быть опытным систематиком (или нуждаться в его помощи). Например, в коллекции насекомых, собранных сачком, нужно только разобрать особей, у которых есть четкие морфологические и размерные отличия, при этом нет необходимости знать видовые названия или выяснять, принадлежат ли разные «сорта» к одному виду или нет. Иными словами, n_i в формулах разнообразия могут быть представлены разными морфологическими типами, которые будут скорее всего представлять разные экологические типы (поскольку, как уже отмечалось, различия в размерах и морфологии указывают на различия ниш).

Рассмотрим генотипическое разнообразие, которое остается скрытым, если характеризовать сообщество только на уровне видов. Как поясняет Вайда (Vida, 1978), классическая теория основывалась на том, что особи в популяции должны быть гомозиготными по аллелям, дающим наибольшую приспособленность. Это видно на приведенной ниже схеме, где некая гипотетическая особь гомозиготна по всем, за исключением одной из шести пар аллелей:

$$\frac{a_1b_1c_1d_1e_1f_1}{a_1b_1c_1d_1e_2f_1}$$

Альтернативная теория утверждает, что особи гетерозиготны по большинству локусов, и высокий полиморфизм поддерживается разными формами сбалансированного отбора, как показано на

следующей схеме, где наблюдается гетерозиготность по всем аллелям, за исключением одного. Разнообразие аллелей здесь намного больше:

$$\frac{a_1b_5c_2d_1e_1f_5}{a_3b_2c_6d_1e_2f_4}$$

Теория «сбалансированного полиморфизма» представляется более приемлемой, что подтверждается современными биохимическими методами, которые могут выявить скрытую генетическую изменчивость; вероятно также, что полиморфизм поддерживается естественным отбором. В отсутствие такой генотипической изменчивости виды оказались бы неспособными адаптироваться к новым ситуациям и, следовательно, должны были бы вымереть в изменяющейся среде.

Разнообразие видов, стадий жизненных циклов и генетических типов не исчерпывает собой набор элементов, составляющих разнообразие сообщества. Структуры, формирование которых обусловливается распределением организмов в среде или их взаимодействием со средой, рассмотрены Хатчинсоном (Hutchinson, 1953). Различные способы аранжировки одновременно представленных в сообществе организмов характеризуют его *структурное разнообразие*[1]. Например:

1. Стратификационные принципы (вертикальная слоистость, ярусность растительного покрова и структура почвенных профилей).
2. Зональность (горизонтальная разобщенность, вертикальная поясность в горах или в литоральной зоне).
3. Характер активности (периодичность).
4. Структура пищевой сети (сетевая организация пищевых цепей).
5. Репродуктивные системы (ассоциации родителей и потомства, клоны растений и т. д.).
6. Социальные структуры (стада и табуны).
7. Системы взаимодействия (возникают в результате конкуренции, антибиоза, мутуализма и т. д.).
8. Стохастические структуры (возникают в результате действия случайных сил).

Увеличение разнообразия обусловлено также «краевыми эффектами» — контактами между пятнами контрастирующих типов растительности или физическими местообитаниями. Этот вопрос будет обсуждаться в следующем разделе.

---

[1] Пиелу (Pielou, 1966a) использует термин «структурное разнообразие» в более узком смысле для обозначения степени разобщения особей одной популяции от особей другой.

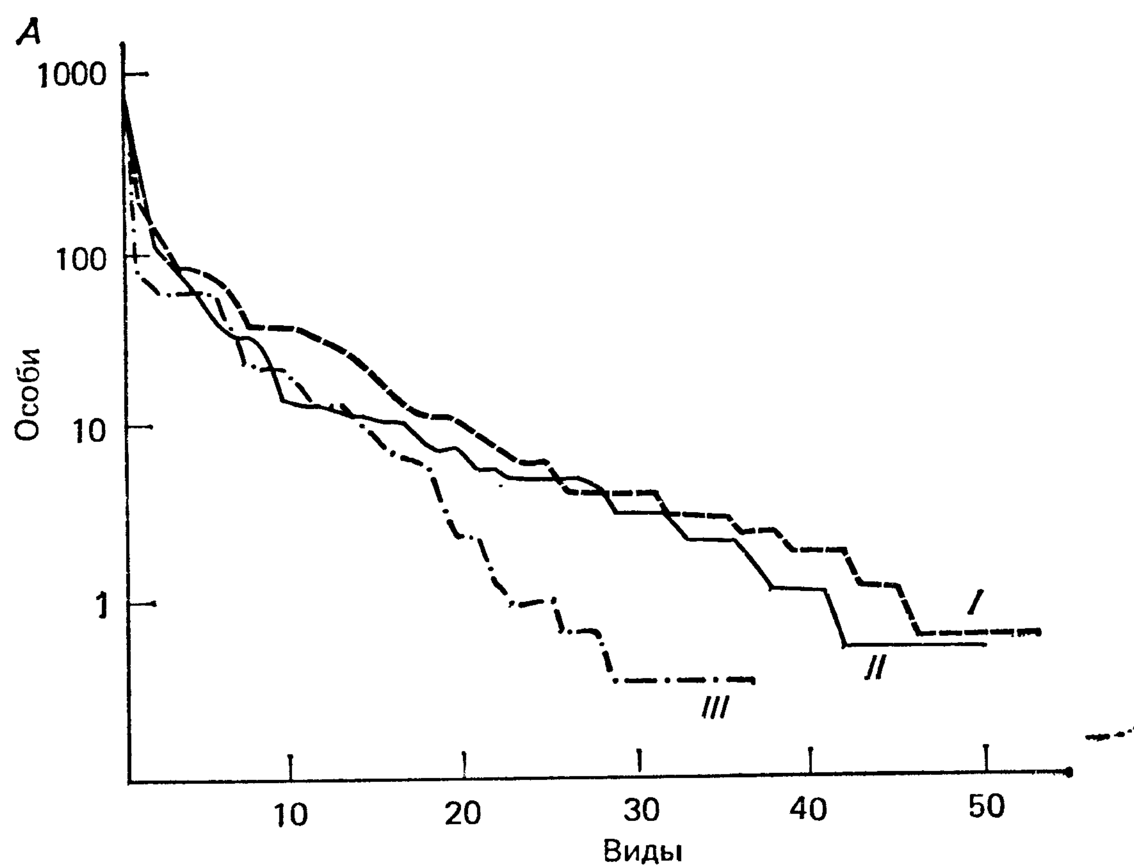
Примеры

На рис. 7.18 приведены кривые доминирования—разнообразия, построенные для деревьев в лесах, простирающихся от влажных тропиков до субальпийских горных районов. Очень хорошо виден градиент видового разнообразия от Арктики до тропиков. Различные типы кривых (геометрическая, логнормальная) также хорошо показаны на обобщенной модели рис. 7.17.

Использование кривых и индексов разнообразия для оценки влияния антропогенного стресса (сброс сточных вод) на речной бентос (организмы, живущие на дне) показано на рис. 7.19, *А*, где приведены кривые доминирования—разнообразия и индексы Шеннона для донной фауны трех небольших параллельных речек, протекающих через пригородную зону Атланты. Одна река протекает через густо заселенный пригородный район, и в нее сбрасывается большое количество сточных вод; другая расположена дальше от города, и в нее попадает умеренное количество стоков; третья пересекает сельскую местность. И кривые, и индексы показывают, как снижается разнообразие при увеличении количества бытовых стоков. На рис. 7.19, *Б* показано влияние бытовых и промышленных сточных вод на разнообразие бентосных организмов в одной из рек штата Оклахома. Бентос был обеднен на протяжении примерно 100 км вниз по течению от места загрязнения (Wilhm, 1967). Результаты этих и многих других исследований свидетельствуют о том, что определение индексов разнообразия бентоса — хороший способ для оценки загрязнений воды.

Прежде чем использовать индексы разнообразия для сравнения разных ситуаций, следует определить влияние, оказываемое на них размером проб. Один из способов определения показан на рис. 7.20, *А*. Индексы вычислены здесь для накопленных проб членистоногих, отловленных с нескольких участков (размером по 0,1 $м^2$) на довольно однородном поле зерновых. Индекс Шеннона выходит на постоянный уровень при 4—5 пробах, несмотря на то что при этом в пробы попала лишь небольшая часть имеющихся видов, тогда как индекс разнообразия ($S—1/\log N$) изменялся вплоть до суммы 9—10 проб.

На рис. 7.20, *Б* показано влияние острого инсектицидного стресса на разнообразие членистоногих просяного поля. Хотя индекс разнообразия значительно снизился в результате обработки, показатель выровненности увеличился и оставался на довольно высоком уровне на протяжении большей части вегетационного периода. В этом примере разнообразие членистоногих до обработки было низким, причем на каждом трофическом уровне доминировало всего по нескольку видов. Гибель от инсектицида многих видов-доминантов привела к большей выровненности распреде-



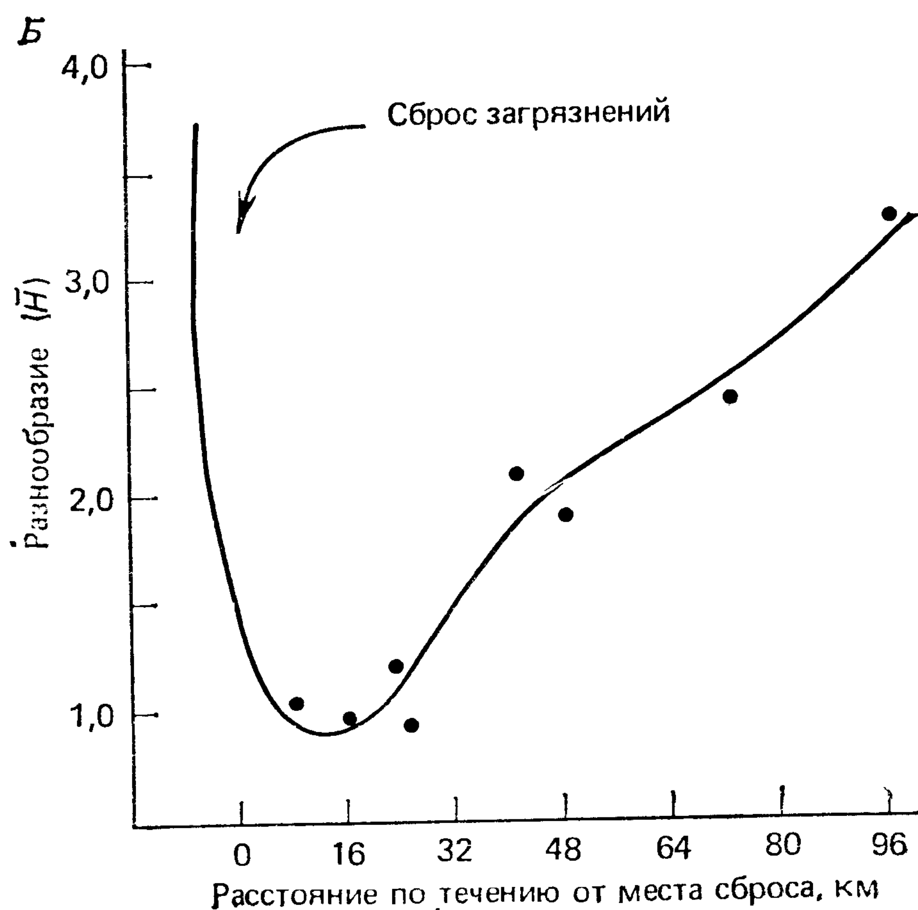


Рис. 7.19. *А*. Профили доминирования—разнообразия для трех речек в одном и том же водосборном бассейне. Речки в разной степени загрязнены городскими бытовыми стоками. Индексы разнообразия Шеннона составляют: 3,31 для незагрязненной речки (*I*); 2,80 для умеренно загрязненной (*II*); 2,45 для загрязненной (*III*) (E. P. Odum, Cooley, 1980). *Б*. Изменения индекса разнообразия Шеннона ($\bar{H}$) для бентоса (организмы, живущие на дне) иллюстрируют эффект хронического загрязнения речки недостаточно очищенными стоками. Индексы рассчитаны для разных участков вниз по течению от места сброса бытовых и промышленных сточных вод маленького городка (Wilhm, 1967).

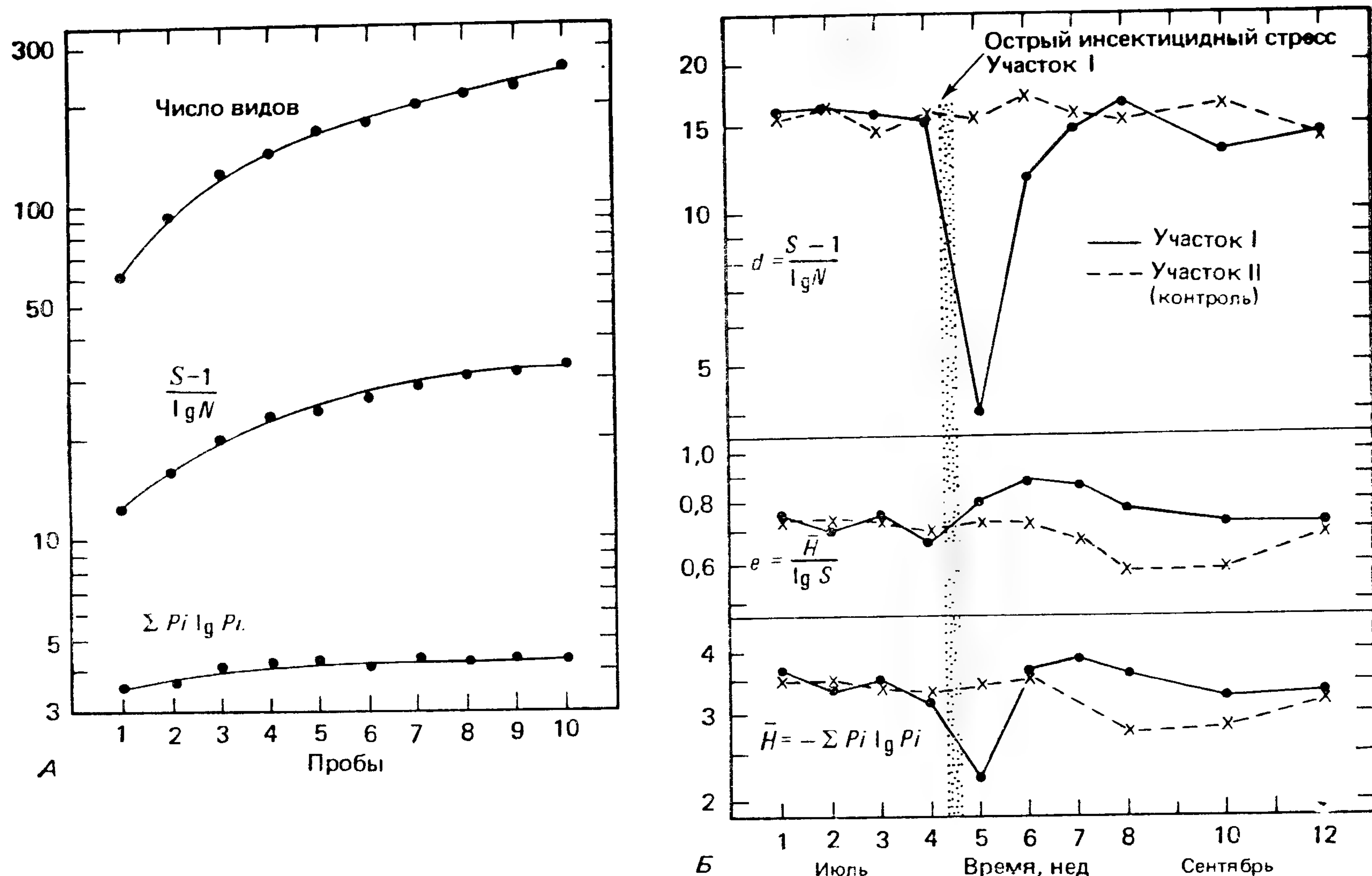


Рис. 7.20. *А*. Влияние увеличения размера проб на два индекса разнообразия. Графики построены в полулогарифмическом масштабе; изображены кривые числа видов членистоногих и индексов разнообразия в последовательных суммирующихся пробах, которые брали с площадок размером 0,1 м² в посеве проса *(Panicum)* в Джорджии. *Б*. Влияние однократной обработки инсектицидом севином (фосфорорганическое соединение, сохраняющее токсичность всего около 10 дней) на население членистоногих, обитающих на участке просяного поля площадью 0,4 га. Пробы обработанной и контрольной площадок брались через одну-две недели с начала июля до сентября. Две составляющие разнообразия (d и e) и общий индекс разнообразия ($\bar{H}$) вычислялись по десяти пробам, взятым с площадок размером 0,1 м². Применение полулогарифмического масштаба облегчает непосредственное сравнение относительных отклонений, обусловленных острым инсектицидным стрессом. (Barrett, 1969.)

ления по численности выживших популяций членистоногих. Индекс Шеннона выражает взаимодействие этих двух компонентов разнообразия и поэтому показывает некую промежуточную реакцию. Хотя использованный в этих опытах инсектицид сохранял токсичность лишь в течение десяти дней, а резко выраженная депрессия длилась всего около двух недель, овершуты и колебания коэффициентов разнообразия отмечались еще достаточно долго. Эта работа освещает несколько интересных моментов: 1) желательно рассматривать порознь видовое богатство и относительное обилие; 2) не строго направленное или умеренное нарушение при наличии сильного доминирования вызывает увеличение, а не понижение разнообразия; 3) восстановление происходит быстро, если стресс затрагивает небольшую область, поскольку с соседних участков быстро поступает пополнение. Применение инсектици-

дов на больших пространствах влечет за собой совершенно иные последствия.

На рис. 7.21 показаны два других типа графического представления видового разнообразия. На верхнем графике с помощью метода «разрежения» сравнивается разнообразие основных видов беспозвоночных, обитающих в донных осадках («инфауна») различных морских местообитаний. В этом случае строится кривая зависимости между суммарным числом видов и суммарным числом особей, и по форме этой кривой оцениваются различия в разнообразии (Sanders, 1968). Неожиданно выяснилось, что глубоководные морские осадки дают приют большему числу видов животных, чем прилежащие участки континентального шельфа, хотя плотность населения (число особей на 1 м^2) в осадках намного ниже. Для объяснения этого факта Сандерс предложил гипотезу «стабильности во времени»: конкурентные взаимодействия в физически стабильной среде на протяжении длительного эволюционного времени привели к сосуществованию многих видов, характеризующихся узкими нишами. Однако Абеле и Уолтерс (Abele, Walters, 1979) считают, что высокое разнообразие в морских глубинах также хорошо можно объяснить огромной площадью этого местообитания (гипотеза виды—площадь).

Если построить график зависимости числа видов от числа особей, взятых с интервалами, образующими геометрическую прогрессию (1—2, 2—4, 4—8, 8—16 и т. д.), то часто получается, как на нижнем графике рис. 7.21, усеченная нормальная кривая. Это такое же логнормальное распределение, о котором упоминалось в этом разделе раньше. Здесь опять, как и в других случаях, под влиянием загрязнения или иных стрессовых воздействий кривая становится более плоской и снижается (т. е. в данном случае уменьшается модальная высота).

В табл. 7.6 сравниваются плотность и разнообразие популяций членистоногих на просяном поле и сменившем его в следующем году природном сообществе разнотравья. Приведенные значения представляют собой средние для 10 проб, взятых на протяжении вегетационного периода. Уже через год «хозяйничанья природы» произошли следующие изменения:

1. Значительно уменьшилась численность растительноядных насекомых (фитофагов), а также общая плотность членистоногих.

2. Существенно увеличились компонент видового разнообразия и индексы общего разнообразия для каждой гильдии и для всего сообщества членистоногих.

3. Увеличился компонент выровненности.

4. Значительно возросли численность, разнообразие и соотношение хищников и паразитов; хищники и паразиты на просяном поле составляли всего 17% плотности всего населения, тогда как

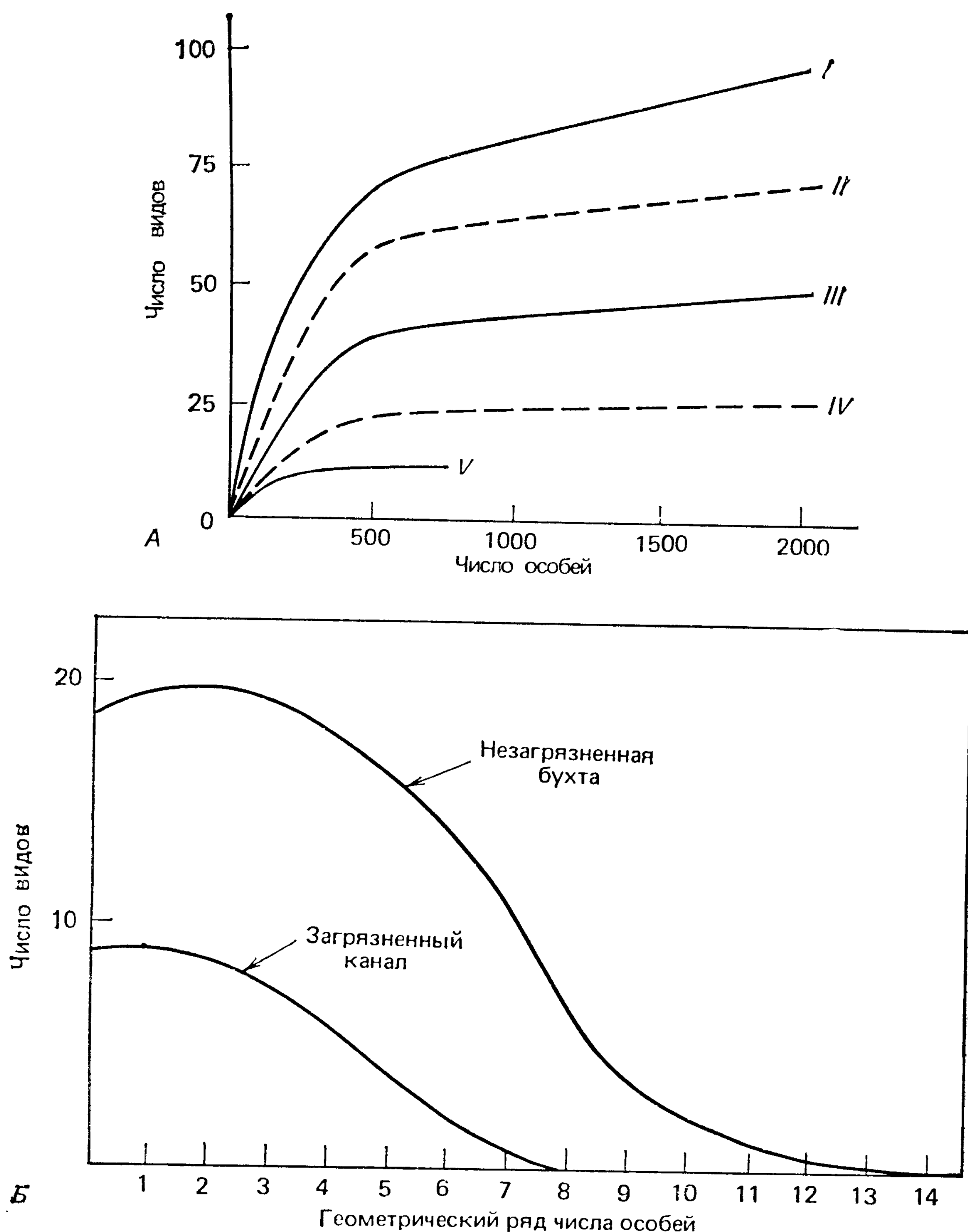


Рис. 7.21. Использование кривых видового обилия для сравнения видового разнообразия в различных местообитаниях. *А*. Метод разрежения, основанный на построении кривых процентного соотношения видов в отдельных пробах донных осадков достаточной величины (от 500 до 3000 особей двустворчатых моллюсков и полихет). Метод используется для определения гипотетического числа видов в последовательно уменьшающихся пробах. В соответствии со снижением видового разнообразия исследованные местообитания распределяются следующим образом: *I* — тропическое мелководье, *II* — глубоководные участки моря, *III* — континентальный шельф, *IV* — бореальное мелководье, *V* — эстуарий бореальной зоны. (Sanders, 1968.) *Б*. Видовая структура диатомовых водорослей в двух эстуарных сообществах в шт. Техас. Структура представлена усеченными нормальными кривыми, которые получаются, если откладывать на графике число видов в классах обилия, образующих геометрическую прогрессию. Например, 1—2 особи — первый интервал, 2—4 — второй, 4—8 — третий, 8—16 — четвертый и т. д. В загрязненном канале (судоходный канал Хьюстона) число видов во всех классах обилия резко снижено. (Patrick, 1967.)

на лугу — 47%, т. е. здесь они практически превосходили по численности фитофагов.

Это сравнение до некоторой степени позволяет понять, почему в искусственных сообществах часто приходится применять химические или другие средства борьбы с растительноядными насекомыми, тогда как в природных сообществах в этом нет необходимости, если только дать природе возможность развивать собственные средства защиты.

Таблица 7.6. Сравнение плотности и разнообразия населения членистоногих на несжатом поле проса и сменившем его через год природном сукцессионном сообществе [1].

Показатели	Популяции	Посев проса	Природное сукцессионное сообщество
Плотность, число особей на 1 м²	Растительноядные	482	156[3]
	Хищники	82	117
	Паразиты	24	51[3]
	Все членистоногие	624	355[3]
Индекс разнообразия (*d*)	Растительноядные	7,2	10,6[3]
	Хищники	3,9	11,4[3]
	Паразиты	6,3	12,4
	Все членистоногие	15,6	30,9[3]
Выровненность	Растительноядные	0,65	0,79[3]
	Хищники	0,77	0,80
	Паразиты	0,89	0,90
	Все членистоногие	0,68	0,84[3]
Общий индекс разнообразия ($\bar{H}$)[2]	Растительноядные	2,58	3,28[3]
	Хищники	2,37	3,32[3]
	Паразиты	2,91	3,69[3]
	Все членистоногие	3,26	4,49[3]

1) Поле проса (*Panicum*) представляет собой участок в 0,4 га; данные по этому участку послужили основой для построения графика рис. 7.20. Удобрения во время посева вносились как обычно, но инсектицидов и другой химической обработки не применяли, урожай собран не был. Все цифры представляют собой средние еженедельных проб в сезон роста, с июля по сентябрь.

2) Формулы индексов разнообразия приведены в табл. 7.5.

3) Различия между сообществами значимы на 99%-ном уровне.

Табл. 7.7 иллюстрирует изменение в разнообразии видов деревьев после того, как каштановый гриб уничтожил главный доминирующий вид в лесах юга Аппалачей. Каштаны, составлявшие от 30 до 40% биомассы исходного насаждения, оказались замененными не одним, а несколькими видами дуба, и в результате открытия полога появилось несколько видов субдоминантов, или пионерных, деревьев (таких, как тюльпанное дерево). Соче-

тание этих изменений привело к снижению доминирования и увеличению общего разнообразия. В 1970 г., спустя 25 лет после исчезновения каштанов, суммарная площадь оснований растительности вернулась к уровню, бывшему до эпифитотии, разнообразие же так и осталось на низком уровне.

Таблица 7.7. Разнообразие лесных деревьев до распространения заболевания каштанов и после выпадения главного доминанта в лесах Южных Аппалачей. (По Nelson, 1955; Day, Monk, 1974.)

	Площадь оснований	Индекс Симпсона	
		доминирования	разнообразия
1934, до болезни	25	0,25	0,75
1953, после болезни	22	0,13	0,87
1970, после болезни	26	0,17	0,83

Стратификацию и ее вклад в разнообразие удобно изучать в лесах и озерах. Интересным примером стратификации популяций служит вертикальное распределение трех видов рыб — объектов спортивного лова в искусственных водоемах в долине Теннесси в середине лета (рис. 7.22). Как и во многих глубоких озерах умеренного пояса, летом здесь можно четко различить два слоя: верхний теплый, богатый кислородом слой, где происходит циркуляция воды, и лежащий под ним более глубокий и холодный слой, где циркуляция воды отсутствует и содержание кислорода часто бывает очень низким. Как указано на рисунке, большеротый окунь лучше других видов переносит высокую температуру (это подтверждается также тем, что он встречается в природе значительно южнее двух других видов) и держится ближе к поверхности. Два других вида держатся в более глубоких слоях воды, причем канадский судак — в самых глубоких (и потому особенно холодных), содержащих достаточное количество кислорода.

Определив вертикальное распределение кислорода и температуры, можно предсказать, где рыба должна быть особенно многочисленна. В местных газетах даже публикуют диаграммы, подобные изображенной на рис. 7.22, чтобы помочь рыболовам решить, на какой глубине нужно ловить данный вид рыбы. Однако, как хорошо известно каждому рыболову, одного лишь знания того, где находится рыба, еще недостаточно для успеха, хотя это и может помочь.

В океане косяки рыб часто настолько четко приурочены к разным глубинам, что создают хорошо ограниченные звукорассеивающие слои или ложное дно на эхограмме судового эхолота.

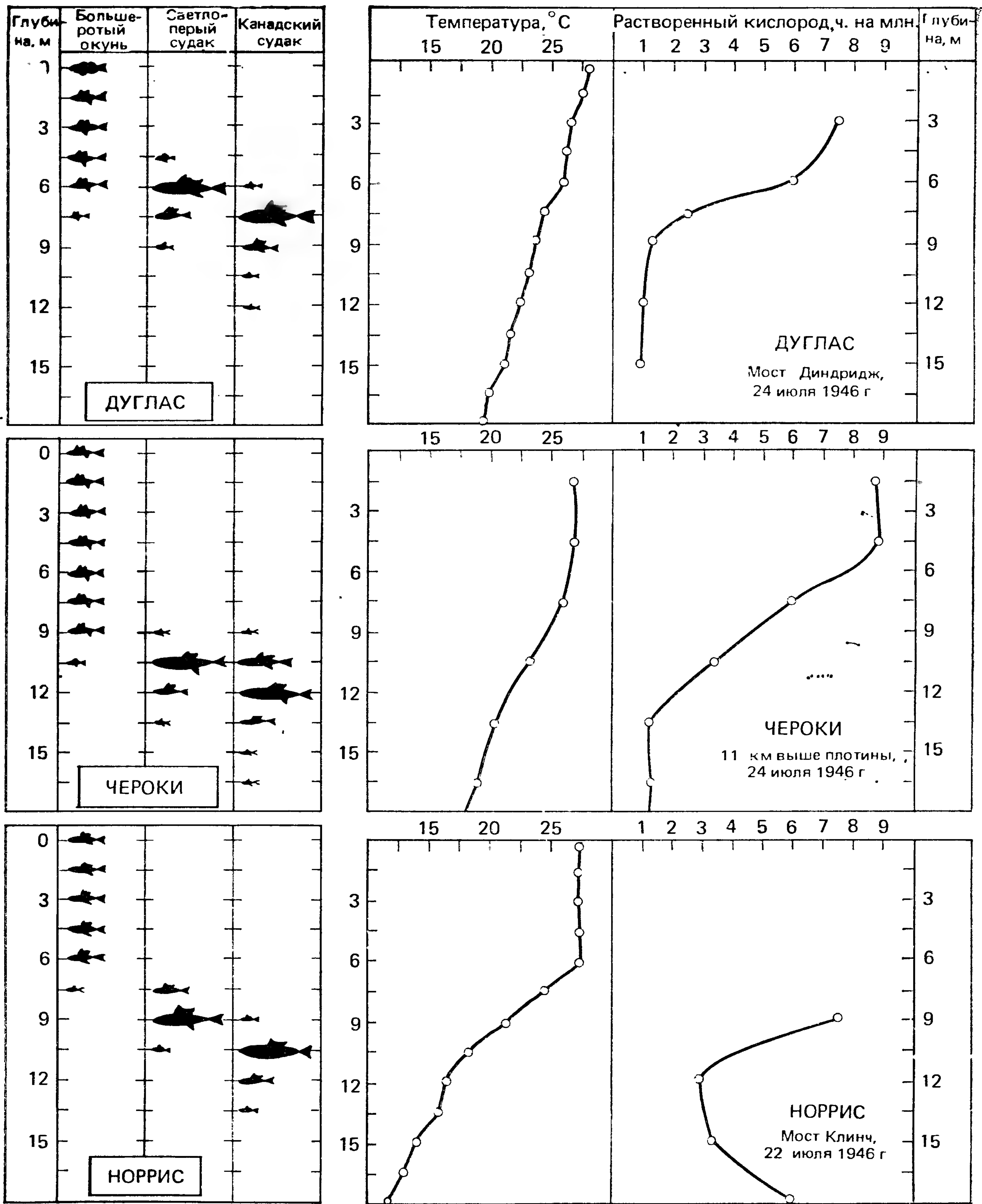


Рис. 7.22. Распределение по глубине трех непромысловых видов рыб в середине лета в трех водохранилищах долины Теннесси. На графиках справа показаны вертикальное содержание кислорода и температура, определяющие глубину, к которой приурочены особи того или иного вида. (Dendy, 1945.)

Озабоченность исчезновением видов и утратой генетического разнообразия

На протяжении истории уменьшение видового и генетического разнообразия приносило кратковременную выгоду человеку при ведении лесного и сельского хозяйства. Об этом свидетельствует распространение на больших площадях зерновых и лесных насаждений специализированных, высокоурожайных сортов. Слишком сильная зависимость от этих сортов может, однако, в будущем привести к катастрофам. Эти катастрофы могут быть вызваны изменениями климата, уменьшением химических и энергетических субсидий, необходимых для поддержания этих сортов, или новыми болезнями и вредителями, к которым эти сорта восприимчивы. О глубокой озабоченности, вызванной утратой разнообразия сельскохозяйственных культур, свидетельствуют предпринимаемые в настоящее время попытки создания питомников и банков посевного материала, которые призваны служить хранилищами как можно бóльшего числа сортов сельскохозяйственных культур. Для привлечения внимания к глобальной угрозе потери разнообразия некоторые общественные деятели создают программы сохранения генетических ресурсов. Приводим выдержку из отчета одной из таких программ [1].

«Биологическое разнообразие животных, растений и микроорганизмов представляет собой фактор фундаментальной важности для выживания человечества. Термин «генетические ресурсы» можно определить как генетическое разнообразие, играющее решающую роль во все времена и для удовлетворения всех нужд общества. Это разнообразие выражается как в различиях между видами, так и в различиях между особями, составляющими тот или иной вид. Генетические ресурсы слагаются из генофондов диких и одомашненных видов, включая многие виды, не имеющие непосредственной потребительской ценности, но существенно важные для выживания экономически ценных. Каждый год эти ресурсы используются для производства новых и уже знакомых нам продуктов стоимостью в миллиарды долларов: пищи, одежды, жилищ, лекарств, энергии и сотен промышленных товаров. Широкий набор видов и их продуктов требуется для медицинских и других исследований. Сельское и лесное хозяйство и связанные с ними отрасли промышленности становятся зависимыми, как только в этом возникает нужда, от необходимого разнообразия (например, от растений, устойчивых к болезням). Именно это разнообразие определяет пределы, в которых дикие и домашние виды могут адаптироваться к различным изменчивым факторам,

---

[1] Программа сохранения генетических ресурсов, 1583А Арч Стрит, Беркли, Калифорния 94708, Дэвид Кофтон, руководитель.

в том числе к 1) погодным условиям, насекомым и болезням, 2) технологическим приемам, 3) потребностям и 4) предпочтениям людей. Большая часть биологического разнообразия сосредоточена пока в природных экосистемах, существование которых зависит в значительной степени от их внутреннего разнообразия.

В США и во всем мире растет серьезное беспокойство по поводу быстрого истощения генетических ресурсов, о чем свидетельствуют многочисленные быстро накапливающиеся данные. Основной резервуар генетических ресурсов — природные экосистемы — оказался значительно измененным или разрушенным. Большое разнообразие сортов растений и пород животных, используемых в «примитивном» сельском хозяйстве менее развитых стран, без всякой необходимости теряется, замещаясь сравнительно малым числом высокоурожайных сортов и пород. К тому же существующие коллекции и хранилища недостаточны и отсутствует необходимая поддержка для их сохранения. Несмотря на то что утрата генетических ресурсов в основном необратима, до сих пор не ведется соответствующей национальной политики, не разрабатываются системы или программы, которые гарантировали бы сохранение важных для всех нас генетических ресурсов в безопасности. Долговременная цель программы сохранения генетических ресурсов — помочь в получении всемирной поддержки, необходимой для гарантии безопасности разнообразия, требующегося для нужд общества во все времена, и установить национальную политику и программу для достижения этой цели».

То, что американский народ действительно озабочен сохранением генетических ресурсов, хотя, быть может, еще и не проявляет серьезной озабоченности, видно по тому, какую реакцию вызывают в нем попытки спасения угрожаемых видов от вымирания. О силе общественного мнения свидетельствует законодательный акт конгресса об охране редких видов, особенно если они интересны и эффектны, как американский журавль; однако этот акт не затрагивает обычных видов или их местообитаний, если меры по сохранению этих видов приходят в конфликт с планами развития, сулящими немедленную экономическую выгоду (на память приходит случай с одним из окуней и строительством большой плотины в долине Теннесси). Поскольку такой подход к охране, при котором перебирается вид за видом, неизбежно потерпит крах при любом подобном конфликте, сейчас самое время перейти к охране разнообразия экосистемы в целом. В пользу этого можно привести более убедительные доводы, кроме того, это позволит сохранить большее разнообразие видов и генофондов. Поль и Энн Эрлихи (Paul Ehrlich, Ann Ehrlich, 1981) написали по этому поводу доступную, но основанную на строгих документах книгу, которую мы рекомендуем для чтения студентам и всем тем, кто интересуется проблемами охраны природы.

Хорошее пространственное и региональное планирование может до некоторой степени компенсировать снижение локального (или альфа-) разнообразия, которое обычно сопровождает интенсивное развитие сельского хозяйства, лесной промышленности и городов. Если сельскохозяйственные и лесные монокультуры, а также дома вдоль дорог (многочисленные ряды одинаковых домов на небольших покрытых травой лужайках) чередуются с более разнообразными естественными и полуестественными экосистемами (парки, природные центры и т. д.) и если остаются незастроенными речные долины, крутые склоны, озера, болота и овраги, то мы сохраняем не только прекрасные уголки природы, предоставляющие нам большие возможности для отдыха, но и гарантируем высокий уровень бета-разнообразия. Примером может служить Национальный парк исследований в области окружающей среды при министерстве энергетики, расположенный примерно на 80 000 га при электростанции в Саванна-Ривер. Примерно треть этой площади, раньше занятой фермами, теперь превращена в плантацию сосен, так что альфа-разнообразие здесь приближается к нулю (в целом на плантации только один вид). Однако поскольку речные долины и другие прибрежные зоны вдоль рек, возвышенности, смешанные лиственные леса, полосы живых изгородей и прочая первоначальная растительность остались на двух третях территории более или менее нетронутыми, разнообразие местообитаний, или бета-разнообразие, на территории в целом достаточно велико и сравнимо с разнообразием природных типов почв (см. Odum, Kroodsma, 1975). Служба леса США, ведущая хозяйство на этой территории, надеется расширить лесные плантации за счет других типов растительности, что позволит увеличить выход древесной массы для бумажной промышленности и древесины. Такое изменение было бы, однако, дорогостоящим экономически (сомнительное соотношение затраты—выгоды) и резко понизило бы бета-разнообразие, подвергнув риску постоянство и стабильность в будущем.

На рис. 7.23 показано, как можно планировать ландшафты с сохранением разнообразия и в согласии с городским и промышленным развитием. Новый город Колумбия в шт. Мэриленд является хорошим примером успешного планирования, осуществленного в пределах частного сектора со свободным рынком с благословения федерального правительства и правительства штата, но с минимальной финансовой помощью, оказываемой с их стороны. Этот пример будет более подробно рассмотрен в гл. 8, разд. 7.

Многие экологические концепции разнообразия противоречивы и требуют дальнейших исследований, но все согласны с тем, что разнообразие необходимо для выживания всего человечества и сохранения природы.

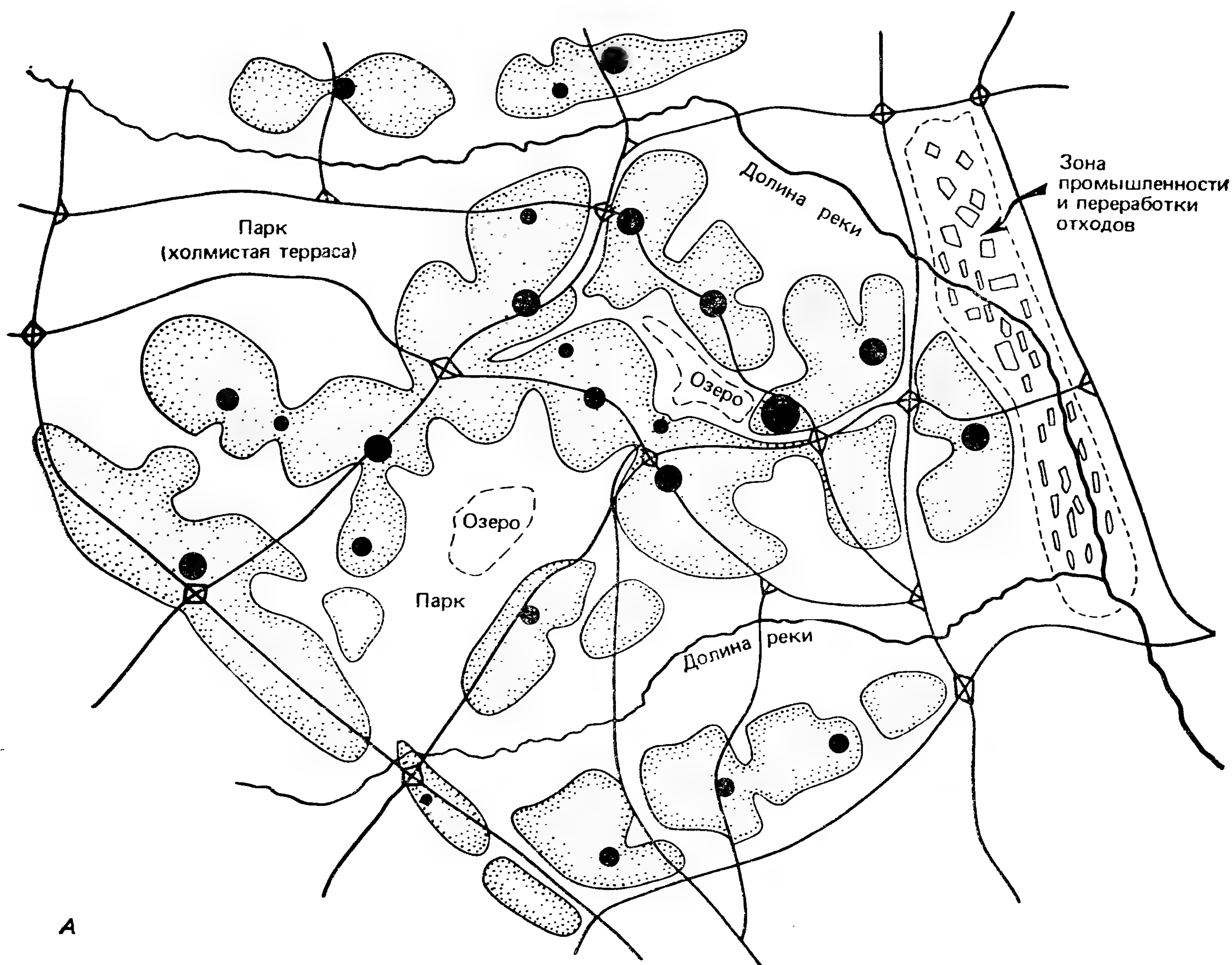
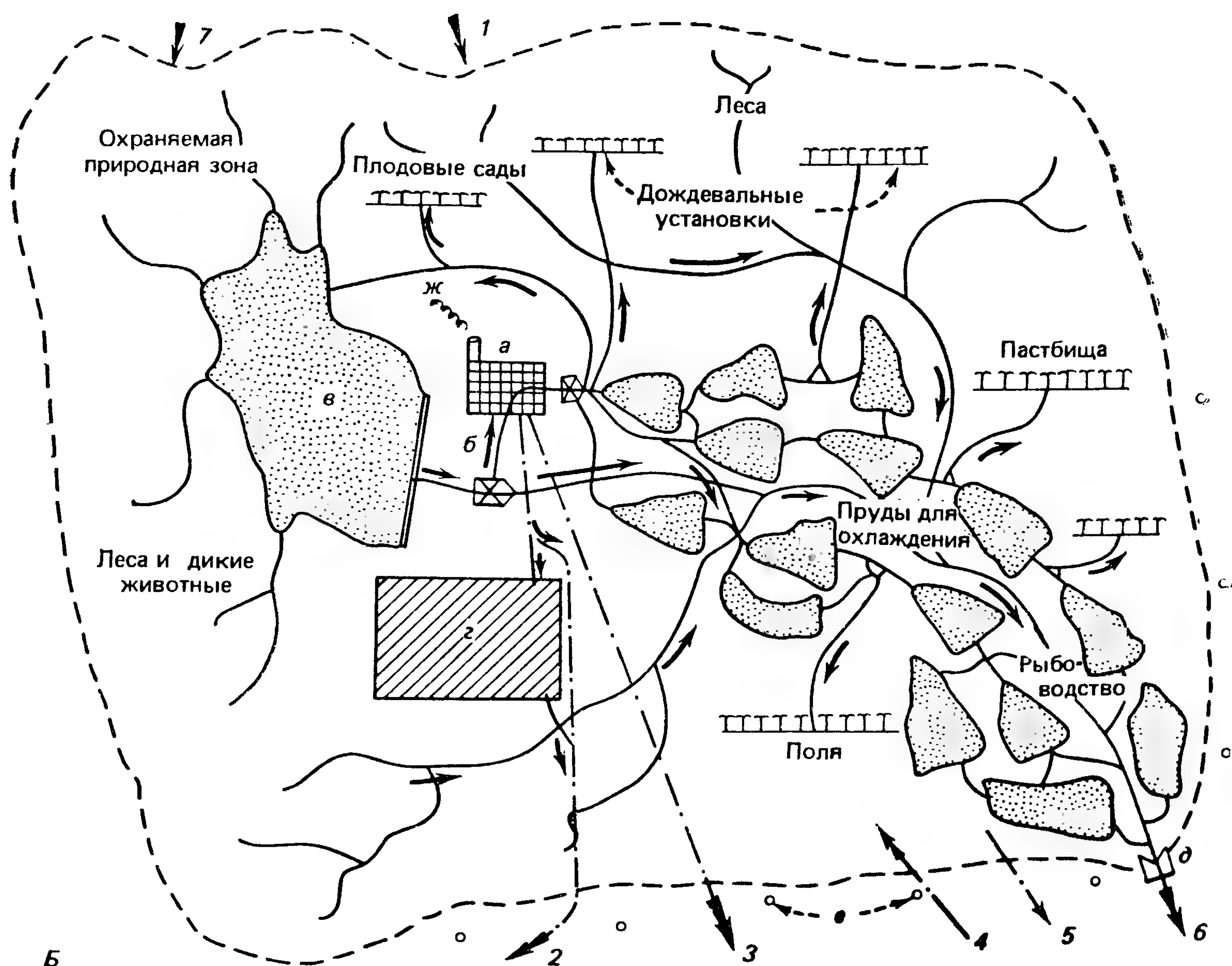


Рис. 7.23. Планирование ландшафта, сохраняющее его разнообразие (на бета- и гамма-уровнях) и качество среды. *А*. План городского поселения (110 000 жителей, 18 000 га), в котором сохраняются качество среды и естественная красота окружающей природы и предусматривается обширное пространство для отдыха и уничтожения загрязнений. Обширные свободные пространства (на схеме показаны белым) сохраняются 1) благодаря концентрации жилых массивов (показаны две степени плотности застройки) вокруг городских и сельских центров (черные кружки); жилые зоны разделены широкими зелеными поясами или парками и 2) благодаря тому, что речные долины, озера и местности с красивыми пейзажами остаются незанятыми. Промышленные предприятия расположены в обширной зоне для переработки отходов (правый край схемы). Здесь есть место для предприятий по переработке отходов, прудов-окислителей, земляных насыпей и других устройств для разрушения, восстановления, хранения и повторного включения в цикл отходов и воды. (Wallace, McHarg, Roberts, Todd, «Plan for Volleys», с. 59). *Б*. Схема зоны переработки отходов при электростанции (*а*) или, с необходимыми изменениями, при химическом или другом крупном промышленном предприятии. Токсичные отходы в твердом состоянии захороняются в специальных участках (*г*), легко разрушающиеся отходы и теплую воду (*в*) можно утилизировать в ряде прудов-отстойников, а также в природных или сельскохозяйственных зонах. Состав речных и грунтовых вод и газов из дымовых труб непрерывно регистрируется у плотин (*д*), в специальных скважинах (*е*) и при помощи специальных установок в трубах. Эта система имеет следующие основные входы и выходы (см. номера у стрелок на схеме): 1) поступление солнечного света и атмосферных осадков; 2) вывоз радиоактивных отходов в места захоронения; 3) электрическая энергия для городов; 4) ввод ядерно-



го и прочего горючего; 5) выход — пищевые продукты, волокно, чистый воздух; 6) поступление чистой воды для сельского хозяйства, промышленности и городов; 7) использование территории для отдыха, а также для обучения и научных исследований в области окружающей среды.

В гл. 2, использовав убедительные аргументы, мы показали, что природные ландшафты необходимо сохранить, поскольку они играют особую роль в жизнеобеспечении. Теперь можно добавить еще одну причину, вынуждающую нас делать это, — сохранение разнообразия, обеспечивающее адаптацию и выживание в будущем.

7. Популяции и сообщества в географических градиентах; экотоны и понятие краевого эффекта

Определения

При описании расположения популяций и сообществ в пределах данной географической области или в данном участке ландшафта пользуются двумя различными подходами: 1) зональным подходом, при котором идентифицируют и классифицируют отдельные сообщества, располагая их в виде списка типов сообществ, и 2) градиентным подходом, при котором популяции располагают вдоль одно- или многомерного градиента внешней среды или со-

ответствующих осей. В этом случае идентификация сообществ основана на распределениях частот, коэффициентах сходства или других статистических методах сравнения. Для обозначения упорядоченности в расположении видовых популяций и сообществ по градиенту часто применяется термин *ординация*. Термином *континуум* обозначают весь градиент расположенных по порядку популяций или сообществ. В общем, чем резче изменяется градиент внешней среды, тем более отчетливы и дискретны сообщества. Это объясняется не только большей вероятностью резких изменений физических условий среды, но и тем, что границы сообществ становятся более четкими в результате процессов конкуренции и коэволюции взаимодействующих и взаимозависимых видов.

Экотон представляет собой резкий переход между двумя или более различными сообществами, например между лесом и степью или между твердым и мягким грунтами на дне моря. Эта зона контакта, или зона «напряжения», может иметь значительную линейную протяженность, но всегда бывает у́же территории самих соседних сообществ. Сообщество экотона содержит обычно многие организмы из контактирующих сообществ и, кроме того, организмы, характерные только для экотона и нередко ограниченные им в своем распространении. Часто число видов и плотность популяций некоторых из них в экотоне выше, чем в лежащих по обе стороны от него сообществах. Тенденция к увеличению разнообразия и плотности организмов на границе сообществ известна под названием *краевого эффекта*.

Объяснения и примеры

Определение границ экосистем — не слишком сложная проблема при их анализе (гл. 2, разд. 2). До тех пор пока среда на входе и среда на выходе будут рассматриваться как части системы, не имеет значения, как ее ограничить: при помощи естественных ориентиров или произвольно — так, как это удобно. Сложность возникает, однако, при попытке ограничить биотическое сообщество, используя для этого слагающие его видовые популяции. На протяжении последних 50 лет экологи растений вели оживленную дискуссию по поводу того, следует ли рассматривать наземные растительные сообщества как дискретные единицы с определенными границами (Clements, 1905, 1916; Braun-Blanquet, 1932, 1951; Daubenmire, 1966) или же как континуум, поскольку отдельные популяции реагируют на градиенты окружающей среды настолько независимо, что сообщества постепенно переходят друг в друга, и всякое выделение дискретных единиц произвольно (Gleason, 1926; Curtis, McIntosh, 1951; Whittaker, 1951; Goodall, 1963 и др.). Уиттэкер (Whittaker, 1967) иллюстрирует эти раз-

личные точки зрения следующим примером. Если бы в разгар осеннего разноцветья в Национальном парке Грейт-Смоки-Маунтинс нам предложили выбрать удобную точку, с которой можно видеть весь градиент высот — от долины до гребней хребтов, то мы бы заметили пять по-разному окрашенных зон: 1) многоцветный лес на площадках среди скал; 2) темно-зеленый лес из тсуги; 3) темно-красный дубовый лес; 4) красновато-коричневые заросли из дуба и вереска и 5) светло-зеленый сосновый бор на гребнях. Эти пять зон можно рассматривать как дискретные типы сообществ, а можно считать их частями одного континуума, которые подлежат какой-либо форме градиентного анализа; при этом выявятся распределение популяций отдельных видов и их реакция на изменение условий внешней среды в соответствии с градиентом. Эту ситуацию иллюстрирует рис. 7.24, на котором по-

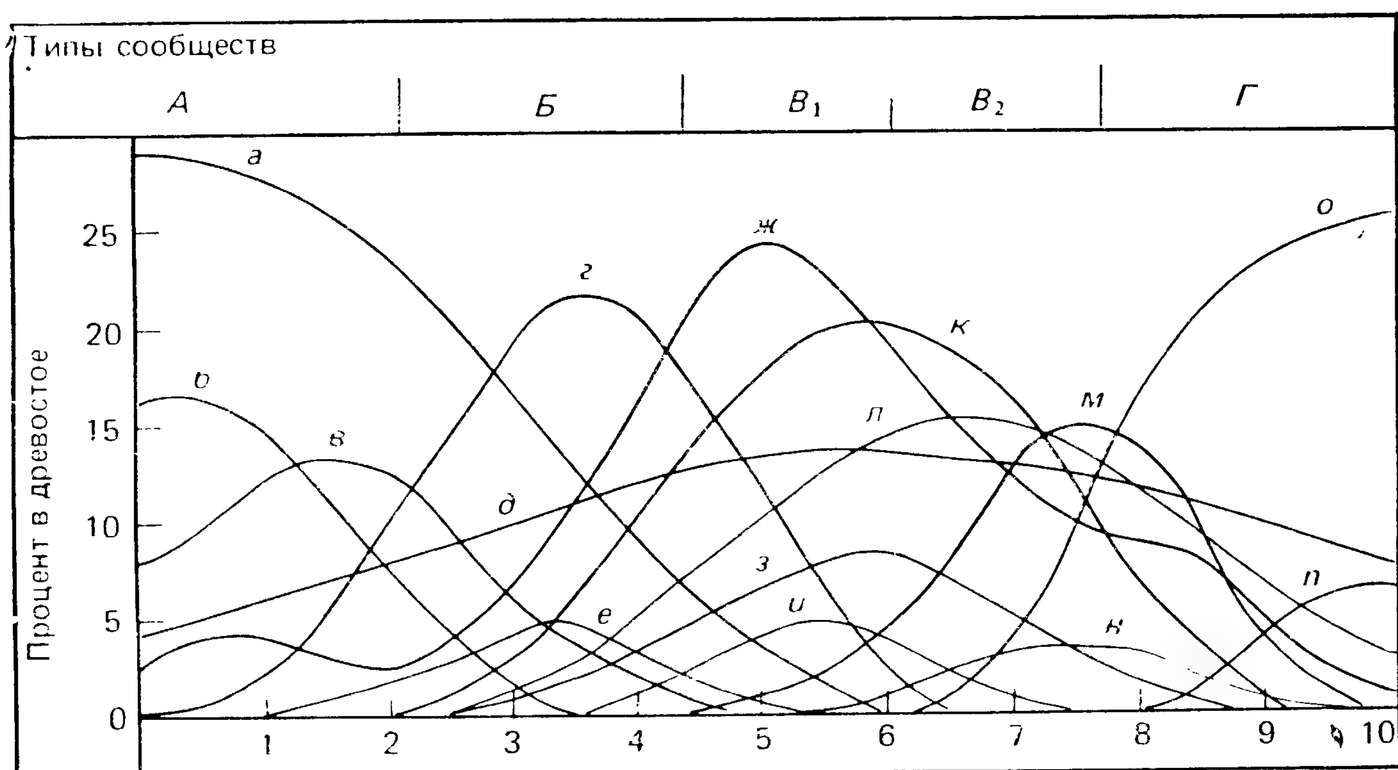


Рис. 7.24. Распределение популяций доминирующих видов деревьев вдоль гипотетического градиента (от 0 до 10), иллюстрирующее размещение популяций в сообществе типа континуум. Кривые распределения каждого вида имеют колоколообразную форму, причем пики относительного обилия (в процентах от общего числа деревьев) приходятся на разные точки вдоль градиента. Некоторые виды устойчивы к более широкому диапазону внешних условий (степень доминирования обычно меньше) по сравнению с другими. Внутри этого большого сообщества можно, используя сочетания двух или более доминирующих видов (виды-индикаторы) и другие признаки, выделить подсообщества (*А—Г* в верхней части графика). Такое подразделение до некоторой степени условно, но полезно для целей описания и сравнения. Кривые построены по данным ряда исследований распределения видов деревьев по градиенту высоты. (Whittaker, 1954.)

казано частотное распределение (в виде гипотетических колоколообразных кривых) 15 видов доминирующих деревьев (от *а* до *п*), перекрывающихся вдоль градиента, а также 5 до некоторой степени условных типов сообществ (*А*, *Б*, $В_1$, $В_2$ и *Г*), выделение которых основано на пиках одного или нескольких доминантов. Можно привести много доводов в пользу того, чтобы рассмат-

ривать склон в целом как одно большое сообщество, поскольку все эти леса связаны друг с другом обменом биогенными элементами, энергией и животными в одну экосистему водосборного бассейна. Как подчеркивалось в гл. 2, такая экосистема представляет собой минимальную единицу экосистемы, поддающуюся функциональному исследованию и регулированию со стороны человека. Однако лесникам или землеустроителям удобнее рассматривать каждую зону как отдельное сообщество, поскольку каждая из них отличается по скорости прироста древесины, качеству древесины, рекреационной ценности, восприимчивости к пожарам и болезням и по многим другим показателям.

Как это часто бывает, концепции и подходы зависят от географии; так, экологи, работающие в областях с постепенно изменяющимися условиями среды и однообразными почвами или субстратами, предпочитают концепцию континуума и разные методы ординации (т. е. статистические методы распределения популяций и сообществ по градиентам). Вместе с тем экологи, работающие в областях с резкими изменениями условий среды и неоднородным рельефом, отдают предпочтение зональной концепции. Методы ординации часто требуют от экологов сравнения сходства (или несходства) последовательных проб, взятых вдоль градиента внешней среды. При этом используется в общей форме такой индекс:

$$\text{Индекс сходства } (S) = \frac{2C}{A+B},$$

где A — число видов в пробе A; B — число видов в пробе B и C — число общих видов в обеих пробах. В работе Уиттэкера (Whittaker, 1967) и Мак-Интоша (McIntosh, 1967) рассматриваются методы ординации и другие приемы градиентного анализа.

Билз (Beals, 1969) непосредственно сравнил изменение растительности на крутых и пологих склонах гор в Эфиопии; результаты этой работы приведены на рис. 7.25. На крутом склоне наблюдается большая разрывность, о чем свидетельствуют несколько острых пиков на кривой индекса несходства ($1—S$, как было показано выше), рассчитанной для каждой пары соседних проб (рис. 7.25, *вверху*). Кроме того, на крутом склоне в большей степени, чем на пологих, выражена тенденция к внезапному появлению и исчезновению видов. Как показывает рис. 7.25, *внизу*, распределения доминирующих видов по частоте при постепенном изменении высоты имеют колоколообразную форму нормального распределения (напоминая гипотетические кривые рис. 7.24). При резком же изменении высоты эти кривые характеризуются резким подъемом и спадом и усеченной вершиной. Билз пришел к выводу, что «вдоль крутых склонов сама растительность может образовывать разрывы, несмотря на непрерыв-

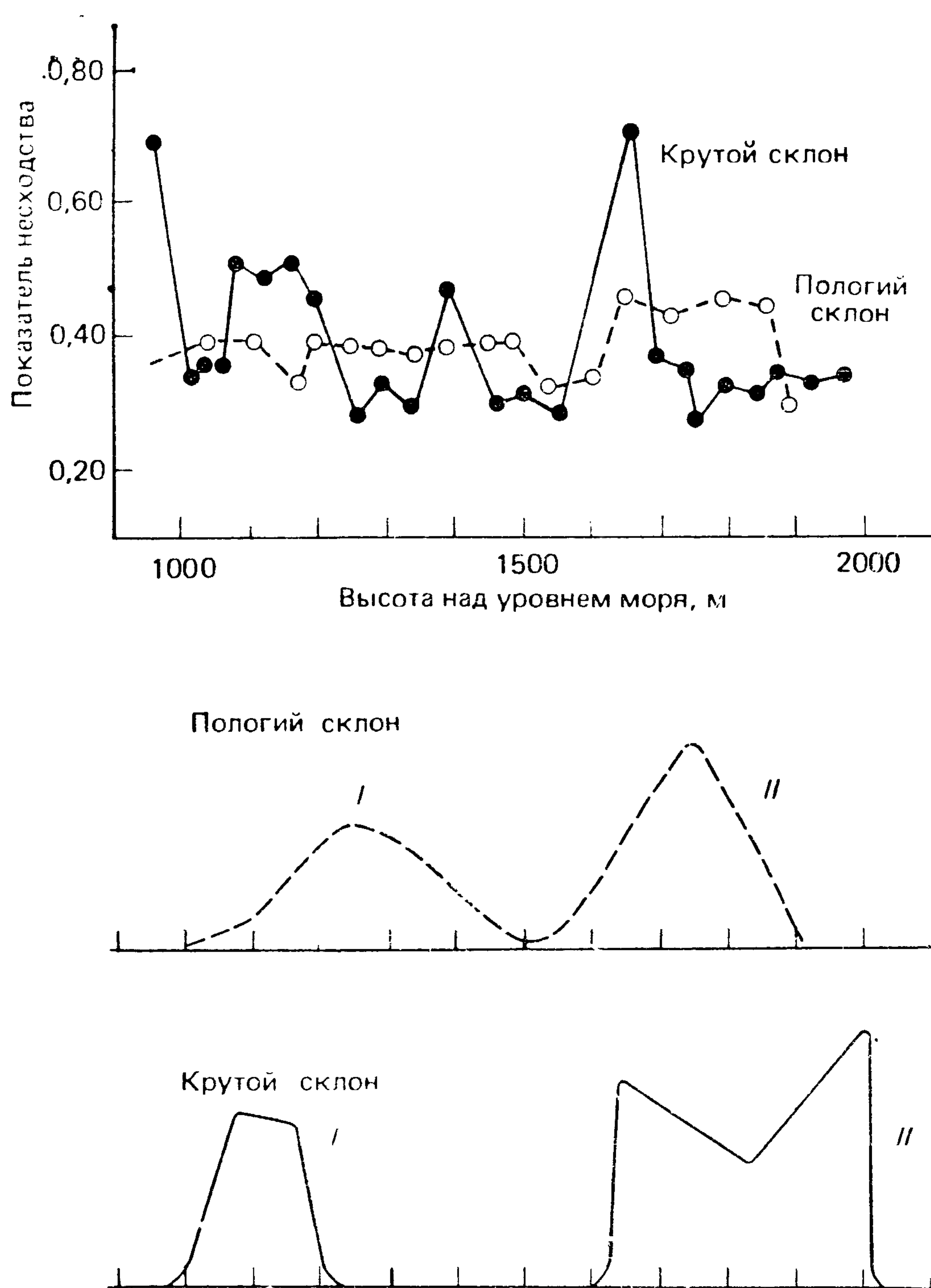


Рис. 7.25. Градиентный анализ изменения растительности на крутом (сплошные линии) и пологом (штриховые линии) склонах одинаковой высоты (Эфиопия). *Вверху.* График показателей различия между соседними участками вдоль склона. *Внизу.* Частотное распределение двух видов, *Acacia senegal (I)* и *Carissa edulis (II)*. На крутом склоне виды и группы сообществ разграничены более четко. (Beals, 1969.)

ность градиента среды, тогда как на пологих склонах этого может и не быть». Обособлению одного сообщества от другого могут способствовать различные типы взаимодействия между популяциями, например: 1) конкурентное исключение; 2) симбиоз между группами зависящих друг от друга видов и 3) коэволюция групп видов (это будет подробно рассмотрено в следующей главе). Такие факторы, как пожары и антибиотики, также могут создавать четкие границы. Бьюэлл (Buell, 1956) описал ситуацию в парке Итаска (шт. Миннесота), где в пределах основного массива кленово-липового леса имеются довольно хорошо отграниченные островки елово-пихтового леса, не связанные с изменениями рельефа местности. В морских донных сообществах на крутых обрывах также возникает четко выраженная зональность, подобная зональности на горных склонах.

В тех местах, где происходят резкие изменения по градиенту или где соприкасаются границы двух хорошо отличающихся местообитаний или сообществ, образуется экотон или переходная зона. Часто в этой переходной зоне развивается сообщество, отличающееся от прилежащих сообществ; объясняется это тем, что многим видам нужны в качестве частей местообитаний или мест, где проходят разные стадии жизненного цикла, такие условия, какие имеются в двух или более соприкасающихся и часто сильно различающихся по структуре сообществах. Например, американскому дрозду нужны деревья, на которых он гнездится, и открытые травянистые пространства, где он питается. В хорошо развитые сообщества экотонов входят виды, характерные для каждого из перекрывающихся сообществ, и, кроме того, виды, характерные только для экотона, поэтому число видов и плотность популяций в экотоне выше. Тенденция к увеличению разнообразия и плотности живых организмов на границах сообществ известна под названием *краевого эффекта.*

В одной из первых работ, где был показан краевой эффект, Бичер (Beecher, 1942) обнаружил, что плотность населения птиц увеличивается с увеличением отношения длины опушки к площади, занимаемой сообществом. Хорошо известно, что плотность певчих птиц выше на территории разного рода усадеб, в окрестностях колледжей и тому подобных местах, которые состоят из смешанных местообитаний и, следовательно, характеризуются большей протяженностью «границ» по сравнению с большими однородными участками леса или полей.

Экотоны могут иметь характерные для них виды, не встречающиеся в соседних сообществах, участвующих в образовании этих экотонов. Например, при изучении населения птиц вдоль градиента развития сообщества (см. табл. 8.2) пробные площадки были выбраны с расчетом, чтобы свести к минимуму влияние контактов с другими сообществами. В некоторых из этих стадий развития сообщества плотность 30 видов птиц составляла не менее пяти пар на 40 га. Однако известно еще около 20 видов птиц, которые обычно гнездятся в сообществах внутренних областей этого региона в целом. Семь из них были встречены в небольшом числе, а остальные тринадцать видов вообще не были зарегистрированы на обследованной однородной территории, в том числе такие обычные виды, как дрозд, синяя птица, многоголосый пересмешник, овсянка индиговая, воробьиная овсянка и садовая иволга. Многим из них деревья необходимы как места для устройства гнезд или в качестве наблюдательных постов, питаются же они преимущественно на земле, в траве или на других открытых участках. Поэтому их требования к местообитаниям лучше всего удовлетворяются в экотонах между лесными и луговыми или кустарниковыми сообществами, а не в местах, занятых лишь од-

ним из этих сообществ. Таким образом, в рассмотренном случае около 40% обычных видов птиц (20 из 50), размножающихся в этом районе, можно считать в основном или полностью экотонными.

Дэвид Пэттон (David Patton, 1975) предложил один из вариантов индекса разнообразия для сравнения отношения протяженности границ к площади в разных ситуациях. Поскольку наименьшее отношение к площади характерно для окружности, именно это отношение принимается за единицу. Исходя из этого, краевой индекс (*EI*) можно вычислить следующим образом:

$$EI = \frac{TP}{2 \cdot A\pi},$$

где *TP* — общий периметр площади плюс длина всех линейных границ внутри этой площади, *A* — площадь и $\pi = 3{,}14$. Квадратная площадка с одним типом растительности характеризуется индексом 1,13. Если на этой площадке четыре разных типа растительности, занимающие одинаковые площади, то дополнительные внутренние границы увеличат значение индекса до 1,69. Если два из четырех типов растительности разделить еще дополнительной границей, то индекс возрастет до 1,97. Два других варианта краевого индекса рассматриваются в работе Тейлора (Taylor, 1977).

Одним из обычных типов экотонов, наиболее важных для человека, является опушка леса. Опушку можно определить как экотон между лесным и травянистым или кустарниковым сообществами. Где бы ни поселился человек, он стремится сохранить поблизости от своих жилищ сообщества опушек. Так, если он селится в лесу, он сокращает лес до отдельных небольших участков, перемежающихся лугами, сельскохозяйственными угодьями и другими, более открытыми местообитаниями. В работе Хокинса (Hawkins, 1940) приводятся карты, на которых зарегистрированы изменения, происшедшие в шт. Висконсин за столетие после появления здесь в 1838 г. первых поселенцев. Если человек селится на открытом месте, то он сажает деревья, создавая подобную же мозаичную структуру ландшафта. Можно сказать, что предпочитаемое местообитание *Homo sapiens* — это опушка леса, поскольку он не прочь понежиться в тени деревьев и кустарников, но «добывает» себе пищу на лугах и полях. Некоторые виды, обычные для лесов и степей, способны жить на созданных человеком опушках. Другие же, хорошо адаптировавшиеся к жизни на опушках, особенно многие виды трав, насекомых, птиц и млекопитающих, в таких условиях часто увеличиваются в числе и расширяют свои границы обитания по мере создания человеком новых местообитаний типа опушек.

Вообще говоря, охотничье-промысловые виды животных, такие, как олени, кролики, куропатки, фазаны и т. д., предпочитают держаться на опушках. Поэтому человек искусственно создает опушки, сажая съедобные для этих видов растения или растения, дающие им приют и укрытие. Пятнистые местообитания создаются также путем расчисток, выжигания (см. рис. 5.25) и других мероприятий.

Олдо Леополд, которому приписывают честь введения понятия краевого эффекта, писал в своей новаторской работе по охотничьему хозяйству (Leopold, 1933), что «дикая природа — это феномен опушек». Не так давно Хэнссон (Hansson, 1979) рассмотрел значение гетерогенности ландшафта в жизни северных теплокровных животных, которые активны круглый год. Сельскохозяйственные и другие нарушенные пространства предоставляют этим животным зимой больше пищи, чем зрелые ненарушенные леса. Весной и летом, однако, эти последние предоставляют больше пищи.

Не следует думать, что увеличение плотности в экотонах — явление универсальное. Многие организмы ведут себя противоположным образом. Так, не вызывает сомнений, что плотность деревьев в экотоне лесной опушки ниже, чем в лесу. Вырубка на обширных пространствах дождевого тропического леса почти наверняка уменьшает видовое разнообразие и вызывает вымирание многих видов, адаптированных к большим площадям однородного местообитания. Возникает предположение, что наибольшее значение экотоны приобретают там, где люди на протяжении многих столетий сильно модифицировали природные сообщества и осваивали ландшафты, предоставив развитию адаптаций эволюционное время. Например, в Европе, где от лесов остались лишь узкие полоски, дрозды и другие лесные птицы охотнее живут в городах и пригородах, чем родственные им виды в Северной Америке. Но, конечно же, многие другие европейские виды не адаптировались и стали редкими или вымерли.

Как и в большинстве случаев положительных реакций или выгоды, горбатая кривая субсидия—стресс (см. рис. 3.5) применима и к соотношению граница—разнообразие. Чрезмерное увеличение границ (много мелких блоков местообитания) вызывает перегиб кривой разнообразия в сторону снижения. Хотя увеличение границ часто повышает разнообразие, уменьшение площади местообитания снижает разнообразие (тенденция разнообразие—площадь). Теоретический максимум видового бета-разнообразия должен находиться там, где велики или достаточно велики блоки местообитания и велика также общая протяженность границ в регионе (Thomas et al., 1979). Эти противоположные тенденции нужно учитывать при ведении лесного и охотничьего хозяйства и общем планировании ландшафтов. Островная теория биогеогра-

фии (будет обсуждаться в следующей главе) может до некоторой степени помочь в определении величины блоков, необходимой для сохранения как отдельных видов, так и разнообразия в целом.

8. Палеоэкология: структура сообществ в прошлые века

Определения

Ископаемые остатки и другие материалы свидетельствуют о том, что в прошлом организмы были иными и достигли современного состояния в процессе эволюции. Отсюда естественно предположить, что структура сообществ и характер окружающей среды также были иными. Знания о сообществах и климате прошлого могут внести значительный вклад в наше понимание современных сообществ. Это предмет исследования палеоэкологии — науки, пограничной между экологией и палеонтологией, которую С. Кейн (S. Cain, 1944) определил как «изучение биот прошлого с использованием в той мере, в какой это возможно, экологических концепций и методов» или более широкого — как изучение «взаимодействия земли, атмосферы и биосферы в прошлом». Палеоэкология исходит из следующих основных допущений: 1) в различные геологические периоды действовали по существу одинаковые экологические принципы; 2) об экологии ископаемых организмов можно судить на основе того, что известно об эквивалентных или родственных современных видах.

Объяснения

С тех пор как Чарлз Дарвин сформулировал теорию эволюции, многие ученые увлеклись реконструкцией жизни прошлого на основе изучения обнаруженных ископаемых остатков. Теперь стало возможным представить полную картину эволюции многих видов, родов и более высоких таксономических групп. Например, во всех элементарных учебниках биологии описана история эволюции лошади от четырехпалого животного размером с лисицу до современного состояния. Но как была связана с окружающей средой лошадь на разных стадиях ее эволюционного развития? Чем она питалась, в каких условиях обитала, какова была плотность ее популяций? Какие хищники ей угрожали и с кем она конкурировала? Какой в то время был климат? Как эти экологические факторы содействовали естественному отбору, играющему формирующую роль в структурной эволюции? Конечно, некоторые из этих вопросов так и останутся без ответа. Однако, связав количественные данные по ископаемым остаткам с

определенным местом и временем, ученые могут получить некоторое представление о природе сообществ прошлого и формах, которые в них доминировали. А сопоставление этих данных с геологическими данными может помочь в реконструкции климатических и других физических условий, существовавших в то время. Благодаря развитию методов радиоактивной датировки и использованию других современных геологических методов мы получили возможность установить время, когда жила та или иная группа ископаемых организмов.

До недавнего времени вопросам, перечисленным в предыдущем абзаце, уделялось мало внимания. Палеонтологи были заняты описанием своих находок, определением их таксономического положения и интерпретацией этих данных в свете эволюционной теории. Однако по мере накопления такой информации, которая становилась все более обширной, возрастал интерес к эволюции групп. В связи с этим и возникла новая ветвь науки — палеоэкология.

Короче говоря, палеоэкологи по ископаемым остаткам пытаются определить, как организмы прошлого взаимодействовали друг с другом, как они реагировали на существовавшие тогда физические условия среды и как происходило изменение сообществ во времени. В основе палеонтологии лежит допущение, что «законы природы» в прошлом были такими же, как и сейчас, и что организмы прошлого и настоящего, имеющие сходный тип организации, должны быть сходными также по характеру поведения и по экологическим признакам. Так, если ископаемые находки свидетельствуют о том, что 10 000 лет назад на месте современного леса из дуба и гикори рос еловый лес, то у нас есть все основания считать, что 10 000 лет назад климат был холоднее, поскольку современные виды ели адаптированы к более холодному климату, чем виды дуба и гикори.

Примеры

Ископаемая пыльца растений дает превосходный материал для реконструкции наземных сообществ, существовавших со времен плейстоцена. Диаграмма на рис. 7.26 показывает, как путем определения доминирующих видов деревьев можно реконструировать характер послеледниковых сообществ и климат тех времен. Отступая, ледник часто оставлял после себя котлованы, которые затем превратились в озера. Пыльца растущих вокруг озера растений опускалась на дно и фоссилизировалась в донном иле. Озеро постепенно заполнялось осадками и превращалось в болото. Проба в виде колонки, полученная на болоте или со дна озера, дает нам хронологическую запись, по которой можно определить процентное соотношение разных типов пыльцы. Так, на рис. 7.26

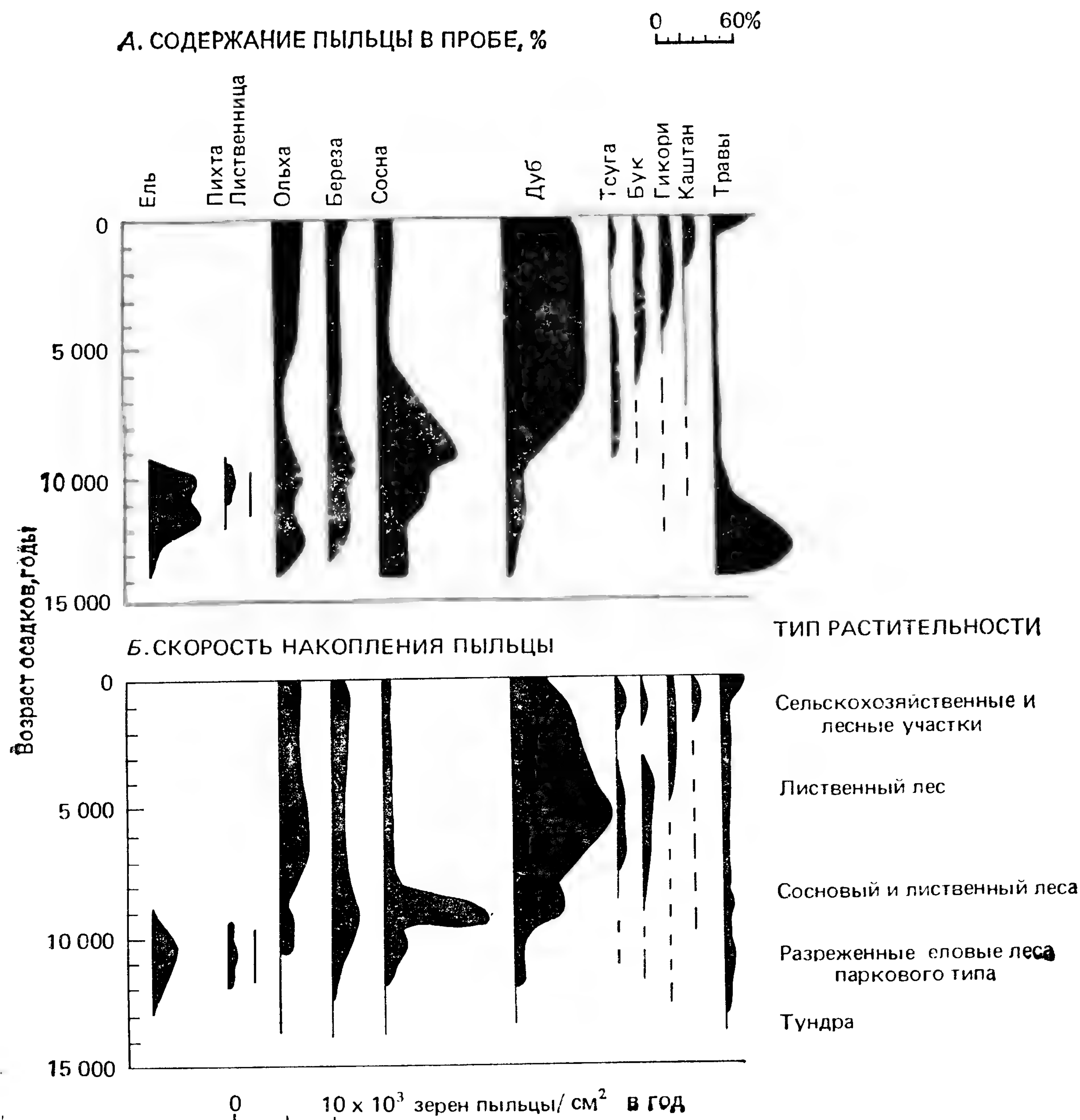


Рис. 7.26. Профили ископаемой пыльцы из датированных горизонтов в пробах донных осадков из озера на юге Новой Англии. *А*. Число пыльцевых зерен каждой группы видов, выраженное в процентах от общего числа зерен в пробе. *Б*. Оценки скорости отложения пыльцы для каждой группы растений. Диаграмма, основанная на скорости отложения, дает лучшее представление о количественном облике постплейстоценовой растительности, чем диаграмма, основанная на процентных соотношениях. (Davis, 1969.)

в пробах «старейшей» пыльцы представлена главным образом пыльца ели, пихты, лиственницы, березы и сосны, что свидетельствует о холодном климате. Смена пыльцы этих пород пыльцой дуба, тсуги и бука указывает на то, что несколько тысяч лет спустя климат потеплел и стал более влажным; появление позднее пыльцы дуба и гикори свидетельствует о теплом сухом периоде, сменившемся еще позднее несколько более холодным и влажным периодом (современная часть профиля). Наконец, в пыльцевом «календаре» ясно отражены результаты недавней вырубки лесов человеком — в пробах повысилось содержание

пыльцы травянистых растений. По данным Девиса (Davis, 1969), пыльцевые диаграммы Европы зарегистрировали даже последствия эпидемии чумы («черной смерти»), приведшей к упадку сельского хозяйства. Это выразилось в уменьшении доли пыльцы травянистых растений в отложениях, датированных тем же временем, к которому относится массовая гибель людей.

Рис. 7.26 иллюстрирует также, каким образом совершенствование количественных методов может повлиять на интерпретацию ископаемых данных. Если изобразить графически относительное содержание пыльцы разных видов в общем содержании пыльцы в пробе (обычный метод, применявшийся, во всяком случае, до недавнего времени), то создается впечатление, что 10—12 тыс. лет назад Новая Англия была покрыта густыми еловыми лесами. Однако после того, как радиоуглеродный метод дал возможность *определить скорость отложения пыльцы в датированных слоях* и были построены графики этих скоростей (рис. 7.26, *Б*), стало очевидным, что 10 000 лет назад деревьев в Новой Англии вообще было мало и ее растительность представляла собой открытый парковый ельник, вероятно схожий с тем, который тянется в настоящее время вдоль южной границы тундры. Это служит хорошим примером того, от чего постоянно предостерегают статистики: не увлекайтесь процентами — они могут ввести в заблуждение!

В океане наилучшие сведения часто дают раковины и скелеты животных. Особенно удобны для оценки видового разнообразия в прошлом ракушечники. Валентайн (Valentine, 1968) подчеркивает, как важно отличать разнообразие «в сообществе» от «географического» разнообразия или разнообразия «в градиенте». Так, в прошлые геологические периоды, когда Северный полюс не был покрыт льдами, придонная фауна северных морей была гораздо богаче видами, чем теперь. Однако если рассматривать весь градиент от полюса до экватора в целом, то сейчас, когда полюса покрыты льдом, на дне моря обитает вдвое больше видов моллюсков. Причина этого, видимо, в том, что на более крутом градиенте увеличивается разнообразие местообитаний и ниш.

Изучение колонок донных отложений в озере — путь к прочтению недавней истории антропогенных нарушений на площади водосбора. Брагем (Brugem, 1978), изучая фоссилизированных диатомей, личинок комаров-звонцов, зоопланктон и химический состав датированных слоев колонки из Линдсли-Понд, небольшого озера в шт. Коннектикут, выявил три стадии антропогенных нарушений: 1) раннее фермерское хозяйство в конце XVIII — начале XIX вв. мало отразилось на озере; 2) в результате интенсификации сельского хозяйства примерно после 1915 г. возрос сток в озеро химикалий, что послужило причиной увеличения доли эвтрофных видов диатомей и звонцов; 3) приближение к озеру

пригородной зоны с 1960-х годов до настоящего времени привело к еще большему обогащению его биогенными элементами (гиперэвтрофикации), а эрозия почвы обусловила приток в осадки больших количеств минералов и металлов (Fe, Cu). Эти изменения вызвали значительные изменения в составе биоты, особенно в составе зоопланктона.

9. От популяций к сообществам и экосистемам

Существует два подхода к изучению и пониманию экосистем, а когда это необходимо, и к управлению ими (гл. 2, разд. 3) — холистический и мерологический. При первом подходе интересующую нас область или систему ограничивают каким-либо удобным способом, получая тем самым систему типа «черного ящика». После этого исследуют энергетические и прочие входы и выходы (см. рис. 2.2) и оценивают основные функциональные процессы внутри системы (см. рис. 2.1). Следуя принципу бережливости (экономии усилий), изучают затем операционально значимые популяции и факторы, которые определены посредством наблюдений, моделирования и возмущений самой экосистемы. При таком подходе детали популяционных компонентов внутри «ящика» анализируют только постольку, поскольку это необходимо для понимания или управления экосистемой как целым.

Нам предстоит еще выяснить столько захватывающе интересных вопросов, касающихся отдельных популяций и взаимодействий между ними, что само по себе предложение перейти от изучения этих уровней организации к изучению организации на экосистемном уровне может восприниматься как вызов. Совершенно ясно, что подробно изучать каждую популяцию непрактично. К тому же, как об этом неоднократно говорилось в настоящей главе, популяции ведут себя очень по-разному, если они функционируют в сообществе и если они изолированы в лаборатории или огорожены в поле. Однако коль скоро компоненты изучены, то как вновь объединить их в сообщества и экосистемы и как рассматривать новые холистические свойства, которые могут проявиться, если компоненты функционируют совместно в интактной экосистеме? Коуди (Cody, 1974) предлагает два подхода: 1) исследование экспериментально вызванных изменений окружающей среды для определения операциональной значимости популяционных структур, наблюдавшихся в ненарушенной системе, и 2) изучение изменений, происходящих в естественных условиях, для выявления значимых структур. Фойн и Джейн (Foin, Jain, 1977) предложили нечто вроде «дорожной карты» для объединения популяционной биологии с наукой, занимающейся изучением экосистемы: 1) провести поверхностный описательный анализ тех свойств на уровне сообщества, которые имеют отно-

шение к цели исследования (разнообразие, видовой состав, доминирование, биомасса, продуктивность); 2) предложить некую гипотезу, объясняющую структуру и функцию сообщества, на основе тех свойств, которые считаются наиболее важными; 3) выбрать для подробного изучения те популяции, которые включены в выявленные на этапах 1 и 2 процессы в сообществе: 4) на основе полученных для популяции данных построить математическую модель и проверить, насколько хорошо она имитирует изучаемую экосистему. Независимо от выбранной процедуры в ходе исследования могут возникать различные конструктивные идеи (например, решение о том, какие популяции важны), и эти идеи должны быть основаны на данных, полученных непосредственно в полевых исследованиях.

Взаимоотношение частей и целого может в значительной степени зависеть от уровня сложности системы. Одну крайность представляют экосистемы, находящиеся в суровых условиях среды (как, например, экосистемы арктической тундры или горячих источников), где биотических компонентов мало. Такие «системы, характеризующиеся малой размерностью», можно изучить и понять на основе изучения составляющих их частей, поскольку весьма возможно, что целое здесь просто представляет собой сумму этих частей и обладает либо очень небольшим числом эмерджентных свойств, либо вообще не обладает ими. Напротив, «системы, характеризующиеся большой размерностью» (как биосфера), состоят из огромного множества компонентов, которые, действуя синергически, обусловливают появление эмерджентных свойств; в данном случае целое, безусловно, не равно сумме его частей. Об изучении всех частей по отдельности не может быть и речи, поэтому приходится сосредоточить внимание на свойствах целого. Бóльшая часть реально существующих экосистем (например, озеро или лес) представляет собой «системы с промежуточной размерностью»; эти системы лучше изучать посредством многоуровневого подхода или как «черный ящик», о чем говорилось в первом абзаце этого раздела. Более подробные сведения относительно теории уровней сложности содержатся в работе Аллена и Старра (Allen, Starr, 1982).

Как соотнести части и целое? Этот вопрос долгое время ставил в тупик философов и сбивал с толку общество. Во все времена между учеными всех специальностей существует раскол на почве атомизма и холизма. Насколько трудно иметь дело одновременно и с частью, и с целым, отражает лучше всего, по-видимому, конфликт между «благом» для индивидуума и «благом» для общества. Было предложено или испытано множество экономических и политических подходов, призванных решить этот конфликт, но пока все они имели мало успеха. В США политика выборных правительств из года в год колеблется между преиму-

щественным вниманием к индивидууму (консервативная позиция) и заботой об общественном благосостоянии (либеральная позиция), так что внимание уделяется и частям (индивидуумам), и целому (обществу), но не одновременно. В решении этой проблемы может помочь, видимо, познание законов развития природных экосистем, о чем пойдет речь в гл. 8.

В семидесятые годы были опубликованы труды многочисленных симпозиумов по экологии популяций и сообществ, в том числе мемориальный том, посвященный Роберту Мак-Артуру под редакцией Коуди и Даймонда (Cody, Diamond, 1975), и том, посвященный Дэвиду Лэку под редакцией Стоунхауса и Перринса (Stonehouse, Perrins, 1977). Другие ссылки — в библиографиях изданий Goulden, 1977; Bernardi, 1979; Soule, Wilcox, 1980, и Taunsend, Calow, 1981. Поскольку на симпозиумы авторы обычно представляют всеобъемлющие и подробные обзоры в своей узкой области, эти книги и рекомендуются в первую очередь для углубленного изучения этого предмета. Для более общих справок рекомендуются работы Хатчинсона (Hutchinson, 1978) и Бигона и Мортимера (Begon, Mortimer, 1981).

ГЛАВА 8

Развитие и эволюция экосистемы

1. Стратегия развития экосистемы

Определения

Развитие экосистемы, более известное под названием *экологической сукцессии*, состоит в изменении во времени видовой структуры и биоценотических процессов. В отсутствие внешних нарушающих процессов сукцессия представляет собой направленный и, следовательно, предсказуемый процесс. Сукцессия происходит в результате изменений сообществом физической среды и взаимодействий конкуренция—сосуществование на популяционном уровне. Таким образом, сукцессия контролируется сообществом, несмотря на то что физическая среда определяет характер и скорость изменения, а часто и ограничивает пределы развития. Если сукцессионные изменения определяются преимущественно внутренними взаимодействиями, то говорят об *аутогенной* (т. е. самопорождающейся) *сукцессии*. Если же на изменения регулярно воздействуют или контролируют их внешние силы среды на входе (например, штормы и пожары), то такую сукцессию называют *аллогенной* (порожденной извне). Аутогенная сукцессия при заселении новых территорий (возникших в результате извержения вулкана, строительства новых водохранилищ) обычно начинается с несбалансированного сообщества. Метаболизм в таком сообществе характеризуется тем, что валовая продукция (P) либо больше, либо меньше дыхания (R), и процесс направлен в сторону более сбалансированного состояния, когда $P=R$. Отношение биомассы к продукции (B/P) возрастает в течение сукцессии до тех пор, пока не произойдет стабилизации экосистемы, в которой на единицу доступного потока энергии будет приходиться максимум биомассы (или высокое содержание информации) и симбиотических связей между организмами.

Последовательность сообществ, сменяющих друг друга в данном пространстве, называется *серией*; относительно недолговеч-

ные переходные сообщества называются по-разному: *сериальными стадиями*, или *стадиями развития*, или *пионерными стадиями*. Терминальная стабилизированная система известна под названием *климакса*, который теоретически должен быть постоянным во времени и существовать до тех пор, пока его не нарушат сильные внешние возмущения. Сукцессия, начинающаяся с состояния $P>R$, — это *автотрофная сукцессия*; напротив, если сукцессия начинается с состояния $P<R$, то это *гетеротрофная сукцессия*. Сукцессия, начинающаяся на участке, который прежде не был занят (на потоке застывшей лавы, например), называется *первичной сукцессией*, тогда как сукцессия, начинающаяся на площади, с которой удалено прежнее сообщество (например, на лесной вырубке или заброшенном поле), называется *вторичной сукцессией*.

Мы уже не раз подчеркивали, что экосистема — это не «сверхорганизм», тем не менее между развитием экосистемы, развитием организмов, а также развитием человеческого общества существует множество параллелей.

Объяснения и примеры

Описательные исследования сукцессий на песчаных дюнах, в степях, лесах, на морских берегах или в других местах наряду с более новыми функциональными исследованиями позволили построить ряд теорий, частично объясняющих процесс развития и его причины. Г. Т. Одум и Пинкертон (H. T. Odum, Pinkerton, 1955), опираясь на сформулированный Лоткой (Lotka, 1925) «закон максимума энергии в биологических системах», впервые указали на то, что сукцессия связана с фундаментальным сдвигом потока энергии в сторону увеличения количества энергии, направленной на поддержание (дыхание) системы, по мере того, как накапливаются биомасса и органическое вещество. Позднее Маргалеф (Margalef, 1963, 1968) подкрепил эту концепцию о биоэнергетических основах сукцессии фактическими данными и расширил ее. В последние 15 лет интенсивно обсуждается роль, которую играют межпопуляционные взаимодействия в формировании последовательности смены видов, характерном признаке экологической сукцессии. (См. соответствующие обзоры Connell, Slayter, 1977; McIntosh, 1980.)

Изменения основных структурных и функциональных характеристик аутогенной сукцессии перечислены в табл. 8.1. Для удобства обсуждения двадцать признаков экологических систем разбиты на пять групп. Начальные и конечные стадии развития характеризуются различными тенденциями. Абсолютная величина изменений, скорость изменений и время, необходимое для достижения стационарного состояния, могут варьировать не только

различных климатических и физико-географических ситуациях, но и для разных признаков экосистемы в одной и той же физической среде. При наличии хороших исходных данных кривые скорости изменений имеют обычно выпуклую форму (причем в начале изменения происходят быстрее). Известны также двувершинные или периодические кривые.

Таблица 8.1. Тенденции изменения основных характеристик экосистемы, которых следует ожидать в ходе аутогенной сукцессии

Энергетика экосистемы

1. Возрастают биомасса *(B)* и количество органического детрита
2. Возрастает валовая продукция *(P)* за счет первичной; вторичная продукция изменяется мало
3. Уменьшается чистая продукция
4. Увеличивается дыхание *(R)*
5. Соотношение P/R приближается к единице (равновесию)
6. Соотношение B/P возрастает (P/B соответственно уменьшается)

Круговороты биогенных элементов

7. Круговороты элементов становятся все более замкнутыми
8. Увеличиваются время оборота и запас важных элементов
9. Возрастает коэффициент цикличности (возобновление/вход)
10. Удерживается и сохраняется больше биогенных элементов[1]

Виды и структура сообщества

11. Меняется видовой состав сообщества (флористические и фаунистические эстафеты)
12. Возрастает богатство как компонент разнообразия
13. Возрастает выровненность как компонент разнообразия
14. r-Стратеги в широких масштабах замещаются K-стратегами
15. Усложняются и удлиняются жизненные циклы
16. Увеличивается величина организмов и(или) их стадий расселения (семян, молоди и т. д.)
17. В значительной степени развивается взаимовыгодный симбиоз[1]

Стабильность

18. Возрастает резистентная устойчивость[1]
19. Снижается упругая устойчивость[1]

Общая стратегия

20. Возрастает эффективность использования энергии и биогенных элементов[1]

[1] Тенденции обоснованы теоретически и еще не подтверждены в полевых условиях.

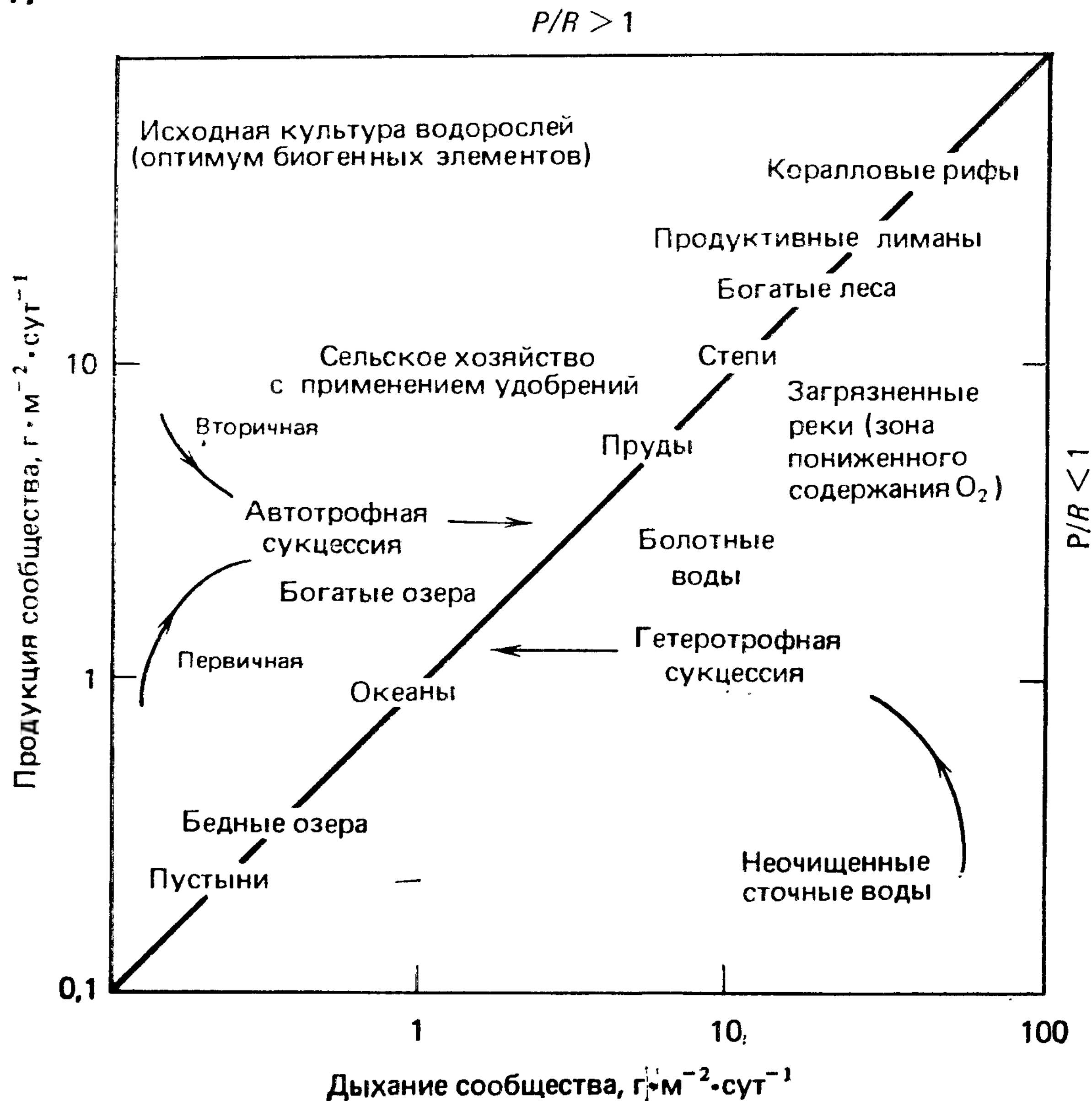
Перечисленные в табл. 8.1 тенденции наблюдаются в том случае, если в сообществе преобладают внутренние, аутогенные, процессы. Влияние внешних, аллогенных, возмущений может повернуть вспять или иным образом изменить эти тенденции развития. Эти вопросы мы обсудим позднее.

Биоэнергетика развития экосистемы. Биоэнергетику экосистемы отражают первые шесть пунктов из табл. 8.1. На ранних стадиях автотрофной сукцессии в среде, лишенной органического вещества, скорость образования первичной продукции, или общий

(валовой) фотосинтез (P), превышает скорость дыхания сообщества (R), так что соотношение P/R, как правило, больше 1. В особых условиях, когда сукцессия протекает в богатой органикой среде (например, в очистном отстойнике), соотношение P/R бывает меньше 1. Такую среду первыми заселяют бактерии и другие гетеротрофные организмы, поэтому сукцессия называется гетеротрофной. Однако в обоих случаях, согласно теории, величина P/R приближается к единице по мере развития сукцессии. Иными словами, в зрелой, или климаксной, экосистеме наблюдается тенденция к равновесию между связанной энергией и энергией, затрачиваемой на поддержание биомассы (т. е. суммарным дыханием сообщества). Таким образом, отношение P/R является функциональным показателем относительной зрелости экосистемы. Отношения P/R для ряда хорошо изученных экосистем приведены на рис. 8.1, *А*, где указано также направление автотрофной и гетеротрофной сукцессий.

Пока P больше R, в системе будут накапливаться органическое вещество и биомасса (B), в результате чего отношения B/P, B/R или B/E (где $E=P+R$) будут увеличиваться или соответственно отношение P/B будет уменьшаться. Напомним, что эти отношения уже обсуждались в связи с концепцией термодинамической упорядоченности (т. 1, с. 109). Теоретически, следовательно, урожай на корню, поддерживаемый доступным потоком энергии (E), достигает максимума на зрелых, или климаксных, стадиях. Как следствие этого, чистая продукция сообщества (или урожай за годовой цикл) велика на ранних стадиях и мала или равна нулю в зрелой системе.

Сравнение сукцессии в лабораторном микрокосме и в лесу. Биоэнергетические изменения легко наблюдать, вызвав сукцессию в экспериментальных лабораторных микроэкосистемах, происходящих от природных систем; такие микроэкосистемы были описаны в гл. 2 (см. рис. 2.17, *В*). На рис. 8.2 общее течение 100-дневной автотрофной сукцессии в микрокосме (данные Cooke, 1967) сравнивается с гипотетической моделью 100-летней сукцессии леса (данные Kira, Shidei, 1967). В течение первых 40—60 дней типичного эксперимента с микрокосмом дневная чистая продукция (P) превосходит дыхание ночью (R), поэтому в системе накапливается биомасса (B). После начального периода «цветения» примерно к 30-му дню скорости обоих процессов начинают снижаться и на 60—80-й день становятся приблизительно равными. По мере приближения к стационарному состоянию отношение B/P (в граммах суточной продукции углерода, поддерживающих 1 г углерода биомассы) возрастает от менее 20 до более 100. В климаксном сообществе не только сбалансирован автотрофный и гетеротрофный метаболизм, но крупные органические структуры поддерживаются невысокой суточной продукцией и дыханием.



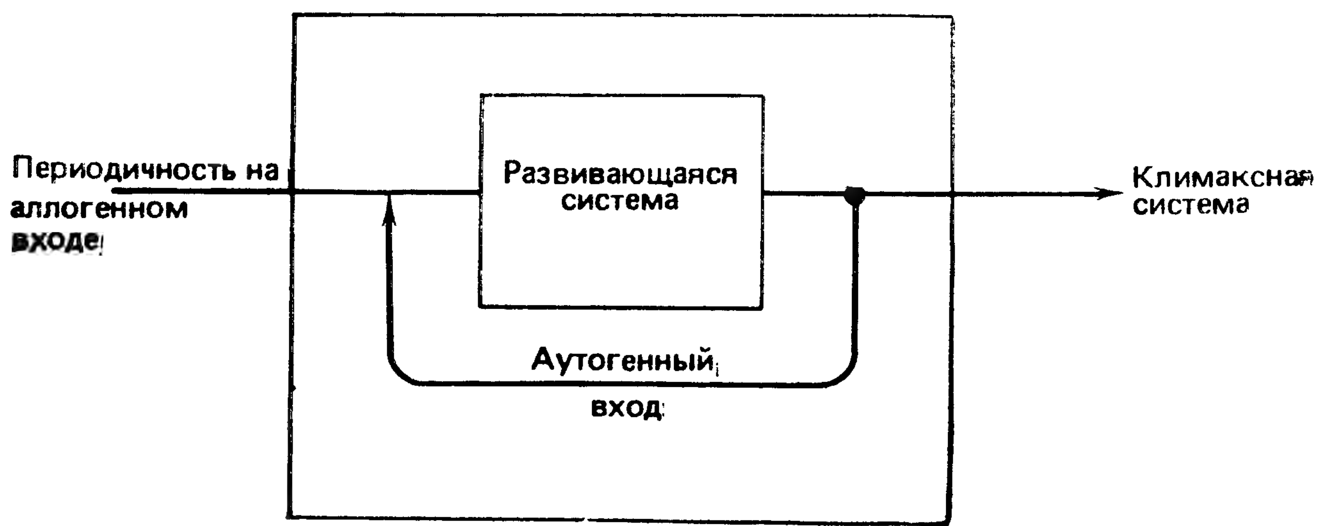


Рис. 8.1. *А*. Положение разных сообществ в системе классификации, основанной на метаболизме сообщества. Слева от диагональной линии валовая продукция (*P*) превышает дыхание (*R*); *P*/*R* больше единицы = автотрофность. Справа от диагонали — обратная ситуация: *P*/*R* меньше единицы = гетеротрофность. В последнем случае сообщества живут за счет органического вещества, получаемого извне, или за счет его предварительного запасания или накопления. Стрелками показано направление автотрофной и гетеротрофной сукцессий. Сообщества, расположенные вдоль диагонали, в среднем за год потребляют примерно столько, сколько создают, и их можно считать метаболическими климаксами. (Из H. T. Odum, 1956.) *Б*. Общесистемная модель развития экосистемы.

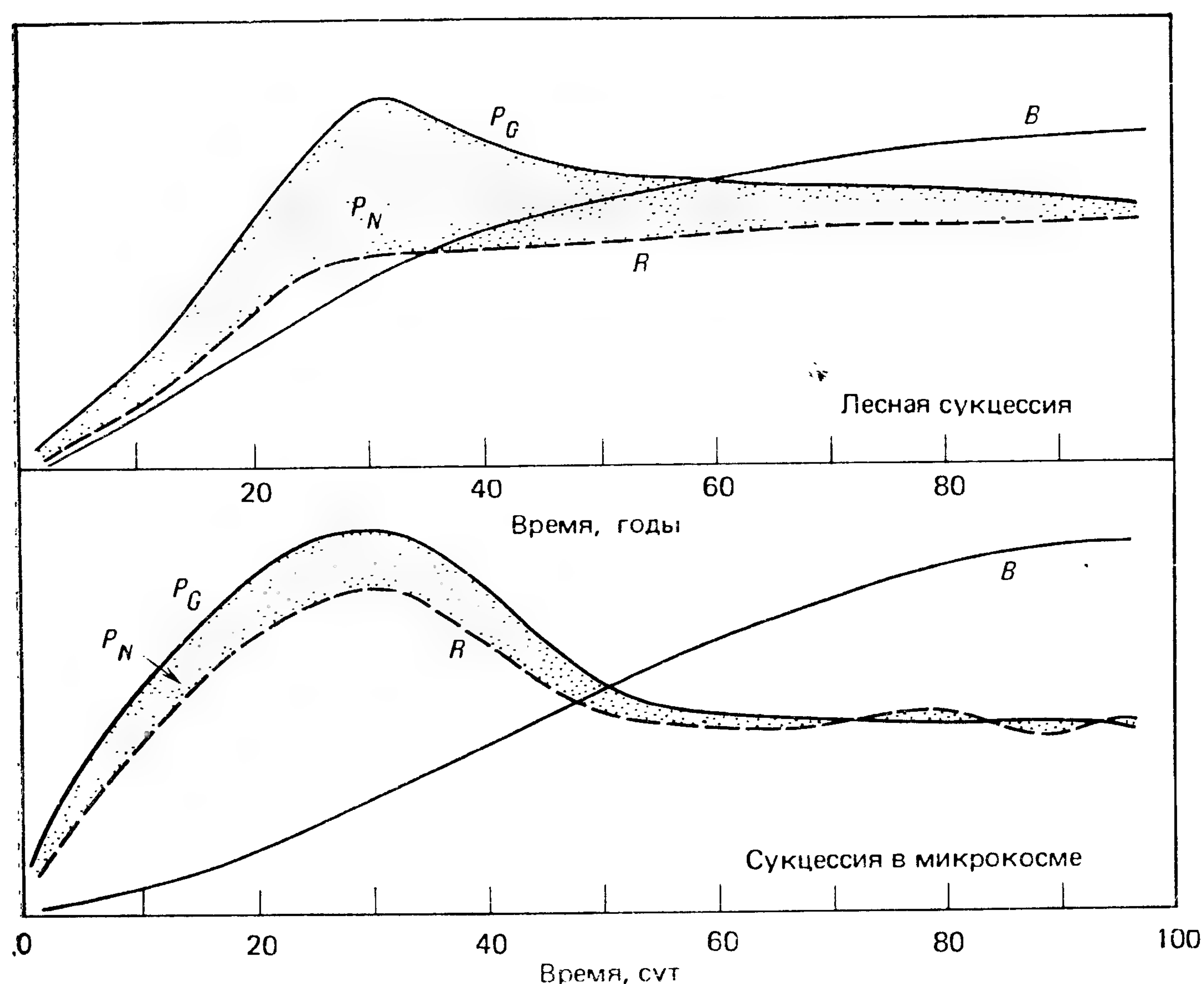


Рис. 8.2. Сравнение энергетики развития экосистем леса (из Kira, Shidei, 1967) и лабораторного микрокосма (из Cooke, 1967). P_G — валовая продукция; P_N — чистая продукция; R — суммарное дыхание сообщества; B — суммарная биомасса.

Меняется и относительное обилие видов, так что в конце 100-дневной сукцессии доминирующими становятся другие бактерии, водоросли, простейшие и мелкие ракообразные, а не те, которые доминировали вначале (Gorden et al., 1969).

В проточном лабораторном микрокосме, где культуральная среда медленно протекает через контейнер с организмами, имитируя вход и выход среды для воды и питательных веществ, сукцессия замедлена; для накопления биомассы и приближения P/R к 1 требуется в 2—3 с лишним раза больше времени, чем в закрытом микрокосме (Hendrix et al., 1981).

Непосредственная экстраполяция данных, полученных для лабораторного микрокосма, на природные системы может быть и не вполне правомерна, поскольку в первом случае в системе существуют только мелкие организмы с простыми жизненными циклами и неизбежно снижено видовое и химическое разнообразие. Тем не менее в микрокосме можно наблюдать такие же основные тенденции, которые характерны для сукцессии на суше (рис. 8.2, верхний график) и в крупных водоемах. Сезонные сукцессии часто происходят по той же самой схеме: вслед за «цветением» в начале сезона, которое характеризуется быстрым ростом нескольких доминирующих видов, к концу сезона уста-

навливается высокое отношение B/P, увеличиваются разнообразие и относительная, хотя и временная, устойчивость, как это установлено в терминах P и R (Margalef, 1963). В открытых системах на зрелых стадиях понижения общей, или валовой, продукции, наблюдаемой в пространственно ограниченном микрокосме, может и не происходить, но общая схема биоэнергетических изменений в последнем, судя по всему, достаточно хорошо имитирует природу.

Интересно также отметить, что пик чистой первичной продукции (P_N) соответствующий максимально возможному урожаю, приходится на 30-й день в микрокосме и 30-й год в лесу. Короткоцикличное лесное хозяйство ориентировано на пик P_N, который во многих случаях повторяется через 20—40 лет.

Аллогенные и аутогенные воздействия. До сих пор мы рассматривали изменения, происходящие в результате процессов, протекающих в самой экосистеме. Привнесенные вещества или энергия, геологические силы, шторма, антропогенные нарушения и т. п. могут изменить, остановить или повернуть вспять тенденции, указанные в табл. 8.1 (так обычно и бывает на самом деле). Эвтрофикация озера, например (неважно — естественная или антропогенная), происходит в результате поступления в озеро биогенных элементов и почвы извне, т. е. с водосбора. Это равнозначно добавлению биогенов в лабораторную микроэкосистему или удобрению поля; в сукцессионном отношении такая система отбрасывается назад, к более молодому состоянию. Аллогенная сукцессия такого типа во многих аспектах обратна аутогенной сукцессии. Если влияние аллогенных процессов намного сильнее влияния аутогенных процессов, как во многих прудах и малых озерах, то экосистема не только не в состоянии стабилизироваться, но и «угасает», т. е. заполняется органическим веществом и осадками, превращаясь в болото или наземное сообщество. Такова неизбежная судьба искусственных озер, берега которых подвержены ускоряющейся искусственной эрозии.

Исследования озерных осадков (Mackereth, 1965; Cowgill, Hutchinson, 1964; Harrison, 1962) наряду с теоретическими соображениями указывают, что озера могут развиваться и действительно развиваются в сторону более олиготрофного (менее обогащенного) состояния, если поток биогенных элементов с водосбора замедляется или прекращается. Таким образом, есть надежда, что вызывающую беспокойство антропогенную эвтрофикацию, которая ухудшает качество воды и укорачивает жизнь водоема, можно повернуть вспять, если удастся сильно уменьшить приток биогенов с водосбора. Примером служит описанное Эдмондсоном (Edmondson, 1968, 1979) «выздоровление» озера Вашингтон в Сиэтле. В течение 20 лет очищенные, богатые биогенами сточные воды сливались в озеро, которое становилось все более мутным,

и в нем все чаще наблюдались обильные «цветения» водорослей. В результате призывов общественности сточные воды отвели от озера, и оно быстро вернулось к более олиготрофному состоянию (вода стала чище, и прекратились «цветения» водорослей).

Взаимодействие внешних и внутренних сил можно выразить при помощи обобщенной системной модели (рис. 8.1, *Б*). Впервые модель такого типа была приведена на рис. 1.4. Аутогенные силы изображены как внутренний вход или обратная связь, которая теоретически способствует сдвигу системы к своего рода равновесному состоянию. Аллогенные силы изображены как периодическое внешнее возмущение на входе, которое возвращает назад или иным способом меняет траекторию развития системы.

В тех системах, которые развиваются длительное время, как это бывает, например, при зарастании лесом голой почвы, сукцессионный процесс подвержен влиянию периодических возмущений, особенно в изменчивой среде умеренной зоны. Оливер и Стефенс (Oliver, Stefens, 1977) описали изменения растительного покрова на небольшой площади Гарвардского леса (Массачусетс). Растительность этой территории 14 раз подвергалась воздействиям природных и антропогенных стрессов разной силы с нерегулярными промежутками за период с 1803 по 1952 г. Имеются также данные о том, что до 1803 г. здесь пронеслось два урагана и возник один пожар. Слабые воздействия не вызывают появления новых видов деревьев, но часто позволяют видам, уже представленным в нижнем ярусе (черная береза, красный клен, тсуга), достигать полога. Крупномасштабные возмущения, такие, как ураган или сильный пожар, создают открытые пространства, прогалы, в которые вторгаются виды, свойственные ранним стадиям сукцессии (например, белая береза или пенсильванская черемуха). В таких прогалах развивается также молодая поросль из находившихся в почве семян и проростков. Северный дуб часто заполняет таким образом прогалы и через несколько десятилетий начинает доминировать в пологе. Смена видов и сукцессия в лесных прогалах была названа Брэем (Bray, 1956) «сукцессией фазы заполнения пробела». Оливер и Стефенс на основе полученных ими данных пришли к выводу, что существующий видовой состав леса представляет собой в большей степени результат аллогенных процессов, нежели аутогенного развития. В более поздней обзорной работе Оливер (Oliver, 1981) высказал предположение, что основным фактором, определяющим структуру леса и видовой состав деревьев во многих районах Северной Америки, являются сила и частота внешних возмущений.

Если в силу периодических возмущений внешней среды или вследствие характера развития самого сообщества нарушения происходят через более или менее регулярные промежутки времени, то экосистема претерпевает то, что логично было бы на-

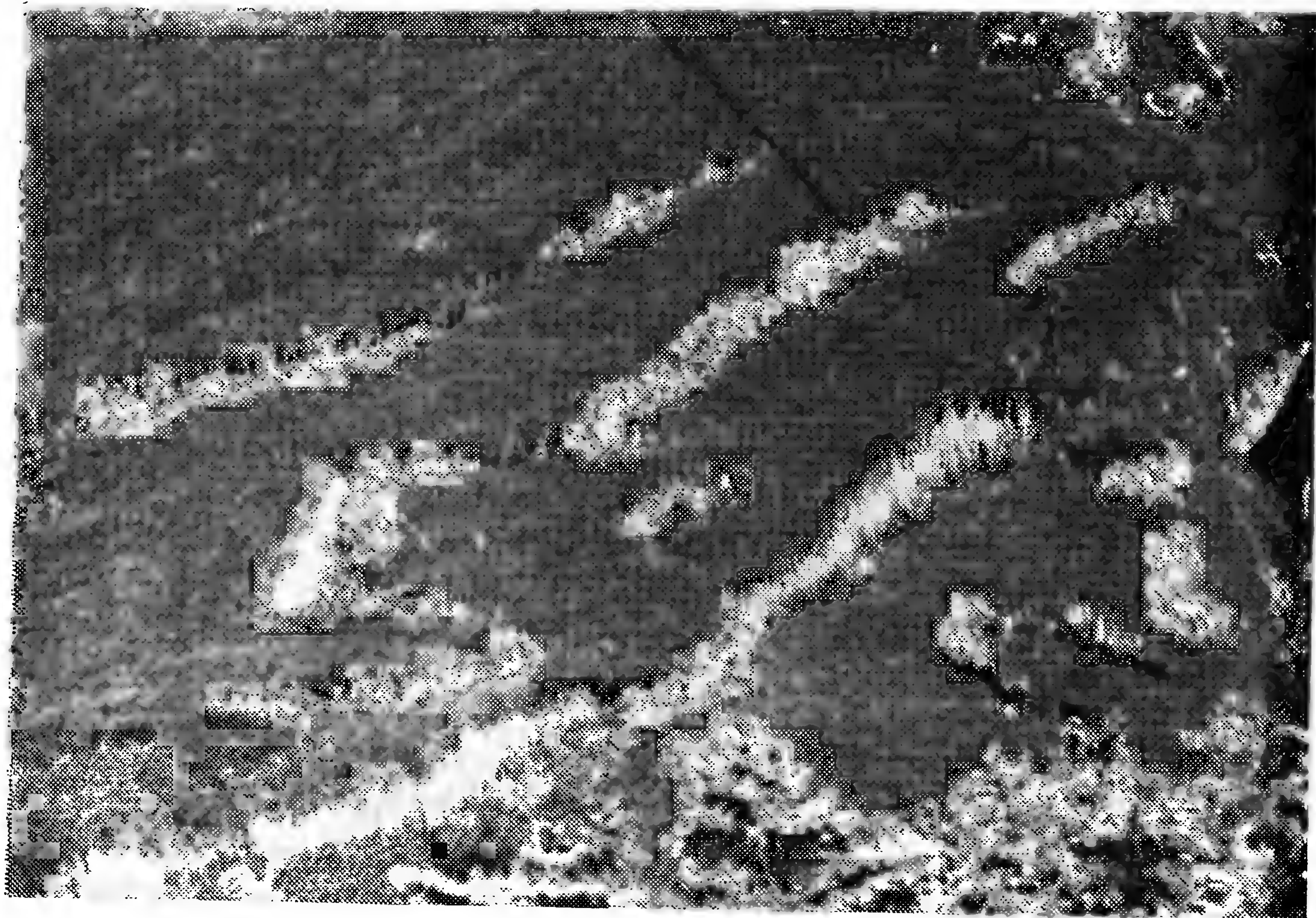


Рис. 8.3. Циклическая («волнообразная») сукцессия в лесу бальзамической пихты.

звать *циклической сукцессией* (Уатт, 1947). Хороший пример самогенерируемой циклической сукцессии дает описанный ранее (гл. 5, разд. 4) цикл пожаров в растительности чапараля, где слаборазложившаяся подстилка образует запас горючего материала для периодических пожаров в сухой сезон.

Другой пример «волнообразной» сукцессии — высокогорные леса из бальзамической пихты на северо-востоке США (Sprugel, Bormann, 1981). Деревья здесь растут на тонком слое почвы, и по мере достижения максимальной высоты они теряют устойчивость к штормовым ветрам, которые вырывают с корнем и таким образом губят старые экземпляры. Таким образом, возникает возможность вторичной сукцессии. Как показано на рис. 8.3, склон горы покрыт рядами полос молодых, зрелых и мертвых деревьев (последние образуют на фотографии светлые полосы). Вследствие непрерывной циклической сукцессии эти полосы движутся, подобно волнам, через весь ландшафт в направлении доминирующих ветров. В любой момент времени здесь представлены все стадии сукцессии, предоставляющие множество местообитаний животным и более мелким растениям. Склон горы в целом представляет собой «циклический климакс», своего рода стационарное состояние, находящееся в равновесии со своим окружением.

Природная структура, состоящая из чередующихся полос молодого и зрелого древостоя, наводит на мысль о том, что вырубки в виде лент или пятен могут быть хорошим способом ведения лесного хозяйства на обширных пространствах, поскольку в таком случае легче происходило бы естественное возобновление (и не нужно было бы проводить дорогостоящих лесопосадок). Почвы и популяции животных также оказывались бы менее нарушенными, чем при сплошных рубках в больших лесных массивах. Кроме того, наличие разных стадий сукцессии создает множество пограничных зон, что способствует увеличению видового разнообразия диких животных.

Другой пример циклической сукцессии — цикл листовертки-почкоеда и ели, описанный в гл. 6, разд. 5. В этом случае периодические нарушения вызываются не физическими силами, а растительноядными животными, которые лишают хвои и уничтожают старые деревья, что дает возможность расти молодым деревьям.

Термин «зависимый от возмущений» часто используется для обозначения таких экосистем, которые специально адаптированы к регулярно повторяющимся возмущениям благодаря тому, что они располагают видами и процессами, способными к быстрому восстановлению (см. обзор Vogl, 1980). Для того чтобы предсказать восстановление экосистемы и управлять им после таких, например, нарушений, как открытые разработки ископаемых, необходимо в деталях знать структуру сукцессионного процесса и восстановительный потенциал конкретной экосистемы, иначе усилия по ее восстановлению могут мешать, а не способствовать естественному восстановлению (см. McIntosh, 1980).

Теоретические траектории экологической сукцессии в благоприятных и неопределенных физических условиях среды показаны на рис. 8.4. По мере развития биотического сообщества сложность организации быстро увеличивается. На увеличение содержания информации указывает возрастание биомассы и отношения B/P. Это же говорит об увеличении разнообразия и эффективности функциональных процессов, связанных с потоком энергии и циркуляцией биогенных элементов. Если физические условия среды благоприятны и вероятность катастрофических нарушений мала, то достигается высокий уровень организации и длительное время сохраняется стационарное состояние или климакс (рис. 8.4, *I*). Траектория, ведущая к более низкому уровню организации, характерна, напротив, для неблагоприятной среды, подверженной периодическим возмущениям, которые прерывают и возвращают вспять процесс сукцессии (рис. 8.4, *II*). На кривой *II* показаны две возвращающие сукцессию вспять петли, которые следуют после двух возмущений, обозначенных стрелками. По-видимому, этот более низкий уровень лучше адаптирован к возмущениям и более устойчив. Можно высказать рабочую гипотезу,

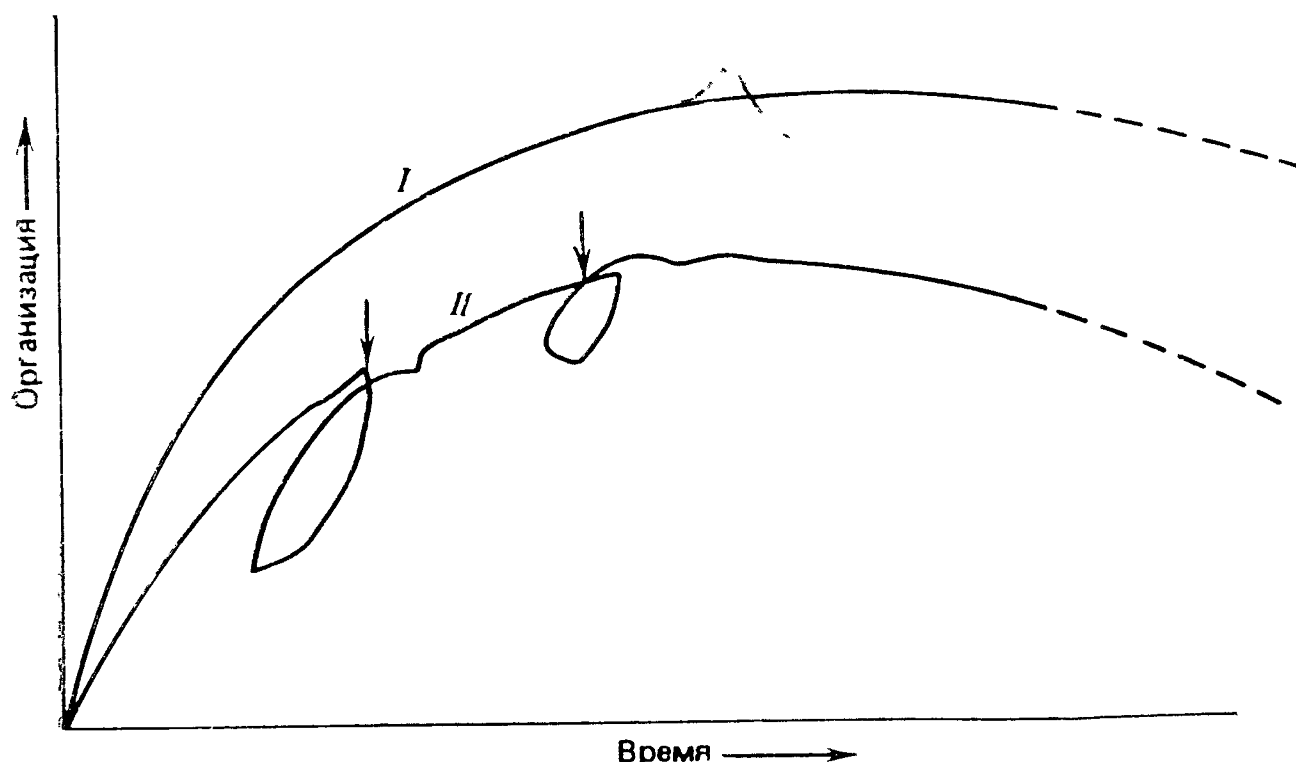


Рис. 8.4. Траектория экологической сукцессии в благоприятной среде с низкой вероятностью катастрофических возмущений (*I*) и в стрессовой среде с периодическими возмущениями, нарушающими и отбрасывающими назад процесс развития (*II*). На кривой *II* показаны две гипотетические петли траектории возврата сукцессии назад. Эти события происходят вслед за нарушениями, показанными стрелками; биотическое сообщество адаптируется к нарушениям, и в нем поддерживается уровень организации ниже той, которой оно бы достигло в отсутствие стресса на входе. (По Odum, 1981.)

что в общем более зрелые стадии сукцессии ведут себя стабильнее при кратковременном стрессе или стрессе, вызванном определенным фактором (как, например, засушливый год), тогда как ранние стадии устойчивее (восстанавливаются быстрее) при катастрофических стрессах, таких, как сильная буря или пожар (см. пункты 18 и 19 в табл. 8.1).

Круговороты биогенных элементов. Важной тенденцией в развитии сукцессии являются увеличение времени оборота и повышение способности к сохранению и регенерации веществ. Все это приводит к замыканию или «уплотнению» биогеохимических циклов основных биогенных элементов, таких, как азот, фосфор и кальций (табл. 8.1, пункты 7—10). Исследователи не пришли к единому мнению в оценке тех пределов, в которых сохранение биогенов представляет собой главное направление или стратегию развития экосистемы. Отчасти это противоречие обусловлено тем, что способы выявления соответствующих процессов различны. Эту проблему хорошо иллюстрирует рис. 8.5. Витусек и Рейнерс (Vitousek, Reiners, 1975) высказали предположение, что в системе, в которой биомасса накапливается на ранних стадиях сукцессии, с большей вероятностью будет идти процесс запасания биогенов. Согласно теории этих авторов, при переходе биогенов в накопленную биомассу отношение выхода к входу падает ниже единицы. В зрелой климаксной системе, где рост больше не проис-

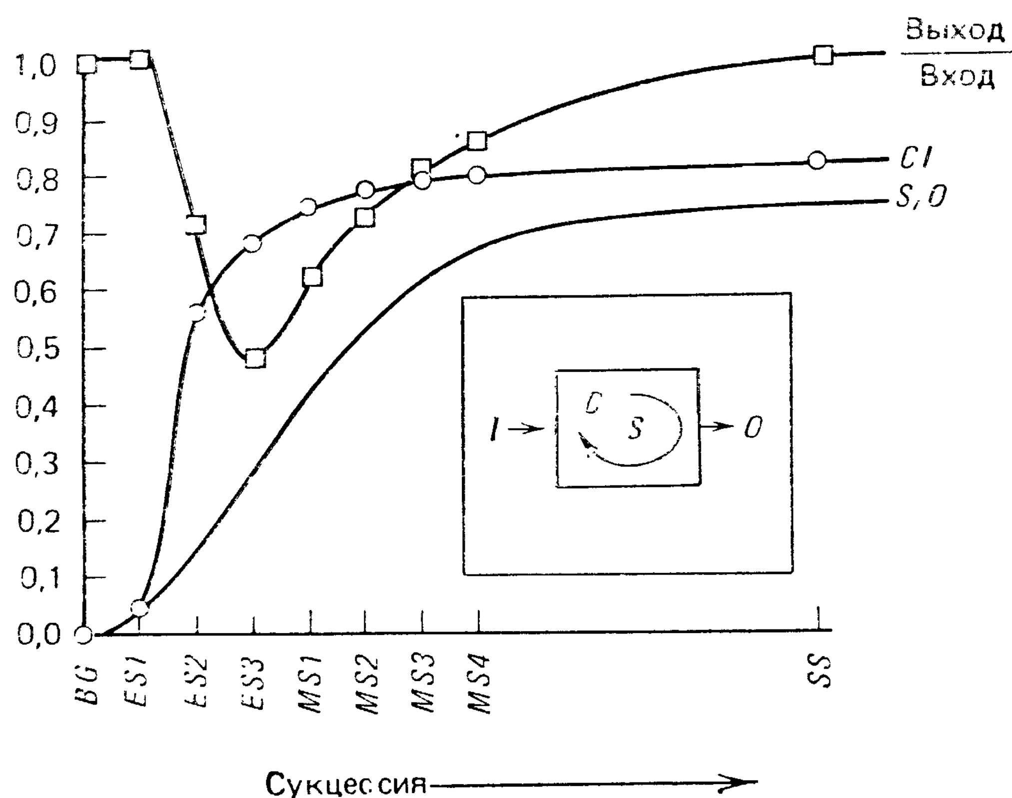


Рис. 8.5. Гипотетические тенденции изменений отношения выход/вход, индекс цикличности (*CI*) и отношение запас/выход (*S*/*O*) для биогенных элементов в процессе сукцессии. *I* — вход; *O* — выход; *S* — запас; *C* — возобновление; *BG* — обнаженная почва; *ES* — ранние стадии; *MS* — промежуточные стадии; *SS* — стационарное состояние. (Основано на схеме J. T. Finn.)

ходит, вход и выход уравновешиваются, и это отношение вновь повышается до единицы (рис. 8.5). Вудманси (Woodmansee, 1978) отметил, однако, что даже после того, как растения перестали давать прирост живой биомассы, накопление биогенов в почве может продолжаться. К тому же Гендерсон (Henderson, 1975), Уэстмен (Westman, 1975) и Финн (Finn, неопубликованная рукопись) считают, что определение отношения выход/вход не единственный и, видимо, не лучший способ оценки поведения биогенов. Как показано на рис. 8.5, индекс возобновления (*CI*=отношению регенерированной части на входе к выходу, см. гл. 4, разд. 7) устойчиво возрастает по мере созревания системы. Биогены, следовательно, удерживаются более долгое время и используются повторно, при этом даже в случае сбалансированных входа и выхода необходимость притока уменьшается. Точно так же отношение запаса (*S*) к потерям (*O*), по-видимому, мало на ранних стадиях и возрастает на поздних стадиях. В общем имеются экспериментальные данные и можно также теоретически обосновать то, что в процессе развития экосистемы возрастают запас и степень возобновляемости биогенных элементов, в результате необходимый уровень поступления этих элементов на вход для поддержания единицы биомассы снижается. У нас нет оснований считать, что так же сохраняются второстепенные и токсичные вещества.

Райс и Пэнколи (Rice, Pancholy, 1971, 1972, 1974) представили в серии работ косвенные доказательства того, что на зрелых,

или климаксных, стадиях происходит аллелохимическое ингибирование нитрификации. Таким образом, в ходе сукцессии происходит смена источника азота с нитрата на аммоний. Пионерные растения используют в первую очередь нитрат, тогда как на поздних стадиях, в частности на стадиях леса, в качестве источника азота они используют аммоний. Питер Мак-Рой (личное сообщение) наблюдал, что в зрелых стадиях сукцессии морских трав азот регенерируется в форме аммиака благодаря деятельности анаэробных микробов. Факт этот очень интересен, так как при переходе с нитрата на аммоний уменьшается количество энергии, расходуемой на регенерацию азота (см. обсуждение круговорота азота в гл. 4), и возрастает, следовательно, эффективность использования энергии. Вопрос, однако, остается открытым, потому что Робертсон и Витусек (Robertson, Vitousek, 1981) не получили в экспериментальных данных подтверждающий сдвиг от потребления нитрата к потреблению аммония.

Не решен также вопрос о том, увеличивается или снижается в течение сукцессии интенсивность азотфиксации, микоризного симбиоза и других форм мутуализма, которые повышают эффективность регенерации биогенов (пункт 17 в табл. 8.1). Эти формы мутуализма проявляются и широко распространены на всех стадиях сукцессии, но до сих пор было предпринято мало попыток количественно оценить их деятельность на разных сукцессионных стадиях. По-видимому, мутуалистические отношения, способствующие сохранению биогенов, в большей степени подвержены влиянию «текущих запросов» (бедность биогенами), чем процессов развития экосистемы на таковых.

Замещение видов. Более или менее непрерывная смена видов во времени — характерная черта большинства сукцессионных серий. Смена видового состава растительности была названа Эглером (Egler, 1954) «флористической эстафетой». Несомненно, существует и «фаунистическая эстафета», поскольку виды животных также сменяют друг друга в сериях.

Если развитие начинается на участке, который до этого не был занят каким-либо сообществом (на обнажившихся скалах, на песке или на потоке лавы), то первичная сукцессия на ранних стадиях протекает медленно и для достижения стационарного состояния, характеризующего зрелость системы, потребуется много времени. Классический пример первичной сукцессии — дюны в штате Индиана у южной оконечности озера Мичиган, которое некогда было гораздо больше, чем сейчас. Отступая к своим современным границам, озеро оставляло все более и более молодые песчаные дюны. Поскольку субстрат песчаный, сукцессия протекает медленно, и можно наблюдать серию сообществ разного возраста: пионерные стадии у берегов и все более старые стадии по мере удаления от берега. Именно в этой «природной лаборатории»

12 Заказ № 1483

сукцессии» Каулес (Cowles, 1899) провел свои основополагающие исследования растительной, а Шелфорд (Shelford, 1913) — животной сукцессии. Оба автора показали, что виды как растений, так и животных сменяют друг друга по мере увеличения возраста дюн; существующие вначале виды в старых сообществах заменяются другими, совершенно отличными от них. Олсон (Olson, 1958) повторно исследовал развитие экосистемы на этих дюнах и представил современные данные о происходящих при этом процессах и их скоростях. Из-за вторжения в эти области тяжелой промышленности специалисты по охране природы, которые пытаются сохранить «дюны Индианы», оказались в затруднительном положении. Однако, к счастью, некоторая часть этих дюн входит теперь в состав национальных парков и парков штата. Общественность должна поддержать их усилия по защите дюн, поскольку этот район не только бесценен своей природной красотой, которой могут наслаждаться жители городов, но и представляет собой естественную учебную лабораторию с поразительно наглядной экологической сукцессией.

Первые поселенцы на дюнах — это прибрежные злаки (*Ammophila, Agropyron, Calamovilfa*), ива, песчаная вишня, хлопковое дерево и животные, такие, как бегающие по песку длинноногие жуки-скакуны, живущие в норках пауки, кузнечики. Вслед за сообществом первых поселенцев следуют открытые сухие леса из сосны Банкса, затем черного дуба и, наконец, на самых старых дюнах — влажные леса из дуба и гикори или бука и клена. Несмотря на то что развитие сообщества начинается в очень сухом и бесплодном местообитании, оно в конечном счете приводит к влажному и холодному сомкнутому лесу, резко отличающемуся от голых дюн. Мощная богатая гумусом почва, населенная дождевыми червями и улитками, контрастирует с сухим песком, на котором она образовалась. Так сравнительно негостеприимная вначале масса песка в конце концов совершенно преобразуется под влиянием сукцессии сообщества.

На ранних стадиях сукцессия на дюнах часто приостанавливается, если ветер засыпает песком растения, и дюны приходят в движение, погребая всю растительность на своем пути. Это пример аллогенных возмущений, которые задерживают или обращают сукцессию вспять, о чем говорилось в начале данного раздела. Однако по мере продвижения дюны от берега она стабилизируется, и ее первые поселенцы, злаки и деревья, вновь восстанавливаются. Использовав современные методы радиоуглеродного датирования, Олсон (Olson, 1958) установил, что для достижения климаксного лесного сообщества на дюнах озера Мичиган требуется около 1000 лет. Это примерно в пять раз больше, чем нужно для развития зрелого леса в более гостеприимном месте, как будет видно из следующего примера.

Пример вторичной сукцессии дан в табл. 8.2, где показаны растительные сообщества и популяции птиц, сменяющие друг друга на месте заброшенных сельскохозяйственных угодий, находящихся в возвышенном предгорье на Юго-Востоке США. Первые поселенцы — это *r*-стратеги, однолетние растения, такие, как *Digitaria, Erigeron* и *Ambrosia*, затрачивающие большую часть своей энергии на расселение и размножение (см. табл. 6.7). Через два-три года их место занимают многолетнее разнотравье, представленное астрами и золотарником, злаки, в особенности бородач (*Andropogon*), и такие кустарники, как ежевика (*Rubus*). Если поблизости есть обильный источник семенного материала, то появляются сосны, которые вскоре образуют сомкнутый полог и затеняют ранних поселенцев. Часто вместе с соснами появляется несколько видов быстро растущих листопадных деревьев, как, например амброво и тюльпанное деревья. Поскольку все эти виды живут подолгу, стадия сосны (с редкими широколиственными деревьями) существует длительное время, но в нижнем ярусе постепенно развиваются теневыносливые дубы и гикори. Молодые сосны не могут развиваться в тени взрослых деревьев, поэтому, по мере того как старые сосны погибают от болезней, старости и ураганов, в пологе начинают доминировать дубы и гикори.

В табл. 8.2 показано, что население птиц сменяется на каждой крупной сукцессионной стадии; эти изменения проявляются сильнее всего при смене доминирующих жизненных форм растений (травы—кустарники—сосны—лиственные породы). Птицы выбирают местообитания, ориентируясь больше на жизненные формы, а не на виды растений. Ни один вид растений или птиц не может процветать на протяжении всей сукцессии. Максимумы разных видов приходятся на разные точки временной шкалы.

Животные принимают не только пассивное участие в изменении сообщества. Птицы разносят семена, необходимые для установления стадий кустарников и широколиственных деревьев, растительноядные организмы, паразиты и хищники часто контролируют последовательность видов. И, конечно же, в мелководных морских местообитаниях именно крупные животные, а не растения образуют структурную матрицу сообщества. Глемарек (Glemarec, 1979) описал вторичную сукцессию донных животных вдали от побережья Бретани (Франция). После штормов, вызывающих перераспределение осадков и нарушающих донную фауну, наступает период относительного затишья. В это время при отсутствии внешних воздействий происходит более или менее предсказуемая смена доминирующего населения. Первыми поселяются двустворчатые моллюски, питающиеся взвесью, затем такие же моллюски, но добывающие пищу в донных отложениях. и, наконец, в бентосе начинают преобладать питающиеся детритом многощетинковые черви. Таким образом, подтверждается теория, что

Таблица 8.2. Вторичная сукцессия в предгорной области на Юго-Востоке США[1]

Возраст, годы: 1 | 2 | 3–20 | 25 – 100 | 150+
Тип сообщества: Голое поле | Степь | Злаки и кустарники | Сосновый лес | Климаксный лес из дуба и гикори

Сорняки, Мелколепестник, Астра, Бородач, Кустарники, Сосна, Подлесок из лиственных пород, Дуб, Гикори

Доминирующая растительность	Разнотравье	Злаки	Злаки и кустарники			Сосновый лес			Климаксный лес из дуба и гикори
Возраст стадии в месте изучения, годы	1—2	2—3	15	20	25	35	60	100	150—200
Виды птиц (имеющие на данной стадии плотность популяции не ниже 5 особей)									
Саванный воробей (*Ammodramus savannarum*)	10	30	25						
Луговой трупиал (*Sturnella neglecta*)	5	10	15	2					
Овсянка *Spizella pusilla*			35	48	25	8	3		
Американская славка (*Geothlipus trichas*)			15	18					
Желтогрудая славка (*Icteria virens*)			5	16					
Кардинал *Richmondena cardinalis*			5	4	9	10	14	20	23
Тауи (*Pipilio erythrophthalmus*)			5	8	13	10	15	15	
Юнко (*Aimophila aestivalis*)				8	6	4			
Древесница *Dendroica discolor*				6	6				
Виреон белоглазый (*Virco griseus*)				8		4	5		
Древесница *Dendroica pinus*					16	34	43	55	
Танагра (*Piranga rubra*)					6	13	13	15	10
Крапивник каролинский (*Troglodytes lydovicianus*)						4	5	20	10
Синица каролинская (*Parus carolinensis*)						2	5	5	5
Комаролов (*Polioptila caerulea*)						2	13		13

Продолжение

Доминирующая растительность	Разнотравье	Злаки	Злаки и кустарники			Сосновый лес			Климаксный лес из дуба и гикори
Поползень *Sitta pusilla*							2	5	
Тиранн *Contopus virens*							10	1	3
Колибри							9	10	10
Синица *Parus bicolor*							6	10	15
Вireон желтолобый (*Vireo flavifrons*)							3	5	7
Древесница *Wilsonia citrina*							3	30	11
Виреон красноглазый (*Vireo olivaceus*)							3	10	43
Дятел *Dendrocopus villosus*							1	3	5
Дятел *Dendrocopus pubescens*							1	2	5
Тиранн *Myiarchus crinitis*							1	10	6
Дрозд *Hylocichla mustelina*							1	5	23
Американская кукушка (*Coccysus americanus*)								1	9
Древесница (*Mniotilta varia*)									8
Древесница (*Oporornis formosus*)									5
Тиранн зеленый (*Empiodonax virescens*)									5
Всего (вместе с не приведенными в таблице редкими видами)	15	40	110	136	87	93	158	239	228

[1] По Johnston, E. P. Odum, 1956. Цифры показывают число занятых участков или оценку числа пар на 40 га. Главные растительные доминанты в серии, следующей за пустошами на месте полей, нарисованы над таблицей. Сукцессия была подробно описана Устингом (Oosting, 1942). Кивер (Keever, 1950) изучил некоторые взаимодействия между растениями. В таблице показана сукцессия обычно гнездящихся птиц.

при непрерывной сукцессии в среде увеличивается количество органического вещества.

Вторичная растительная сукцессия в степных районах так же поразительна, как и лесная, несмотря на то что в ней участвуют только травянистые растения. В 1917 году Шанц (Shantz) описал сукцессию на старых заброшенных фургонных дорогах, по которым первые поселенцы пересекали степи центральных и западных штатов; впоследствии такую же в сущности последовательность видов описывали не один раз. Хотя в разных географических областях встречаются разные виды, общий характер сукцессии всюду одинаков. Сукцессия слагается из четырех последовательных стадий: 1) стадия однолетних сорняков (2—5 лет); 2) стадия короткоживущих злаков (3—10 лет); 3) ранняя стадия мно-

голетних злаков (10—20 лет); 4) климаксная стадия многолетних злаков (достигается за 20—40 лет). Таким образом, природе нужно от 20 до 40 лет, чтобы, начав на голом или перепаханном грунте, «построить» степной климакс; точные сроки зависят от лимитирующих воздействий таких факторов, как влажность, выпас и т. п. Несколько засушливых лет подряд или чрезмерный выпас вызывают возврат сукцессии к стадии однолетних сорняков. Насколько далеко может зайти такой возврат, зависит от силы воздействия.

В водных местообитаниях, как и в наземных, можно наблюдать сукцессию. Но, как уже подчеркивалось, процесс развития сообщества в мелководных экосистемах (прудах и небольших озерах) обычно осложняется сильным притоком веществ и энергии, который может ускорить, остановить или повернуть вспять нормальное течение развития сообщества, т. е. такое развитие, какое наблюдалось бы без этого сильного аллогенного воздействия. Сложное взаимодействие аутогенной и аллогенной сукцессии выступает более наглядно в искусственных прудах и водохранилищах. Когда при создании водохранилища затопляют тучные почвы или участок с большим количеством органического вещества (например, при затоплении лесистой местности), первой стадией развития бывает высокопродуктивная стадия «цветения», для которой характерны интенсивное разложение, высокая активность микроорганизмов, обилие биогенных элементов, низкое содержание кислорода в придонном слое воды. При этом часто наблюдается быстрый и интенсивный рост рыбы. На этой стадии рыболовы очень счастливы. Однако после того, как запасенные биогенные элементы рассеиваются, а запасы пищи оказываются израсходованными, водоем стабилизируется на некотором более низком уровне продуктивности, более высоком содержании кислорода в придонном слое и пониженном урожае рыбы. Эта стадия приносит рыболовам огорчение (см. рис. 8.6). Такая стабилизированная стадия, своего рода климакс, может существовать некоторое время, если водосбор хорошо защищен зрелой растительностью или если почвы на площади водосбора неплодородны. Однако эрозия и различные усиливаемые человеком источники эвтрофикации обычно порождают длительную серию «переходных состояний», продолжающуюся до тех пор, пока водоем не окажется заполненным осадками. Водохранилища на истощенных водосборах или на первично стерильных участках дают, конечно, обратную картину — низкую продуктивность вначале. Непонимание основных принципов экологической сукцессии и зависимости между водосбором и водоемом привело к многочисленным неудачам и разочарованиям при попытках человека поддерживать такие искусственные экосистемы. Мелководные экосистемы могут быть «импульсно стабилизированы» на высоком уровне продук-

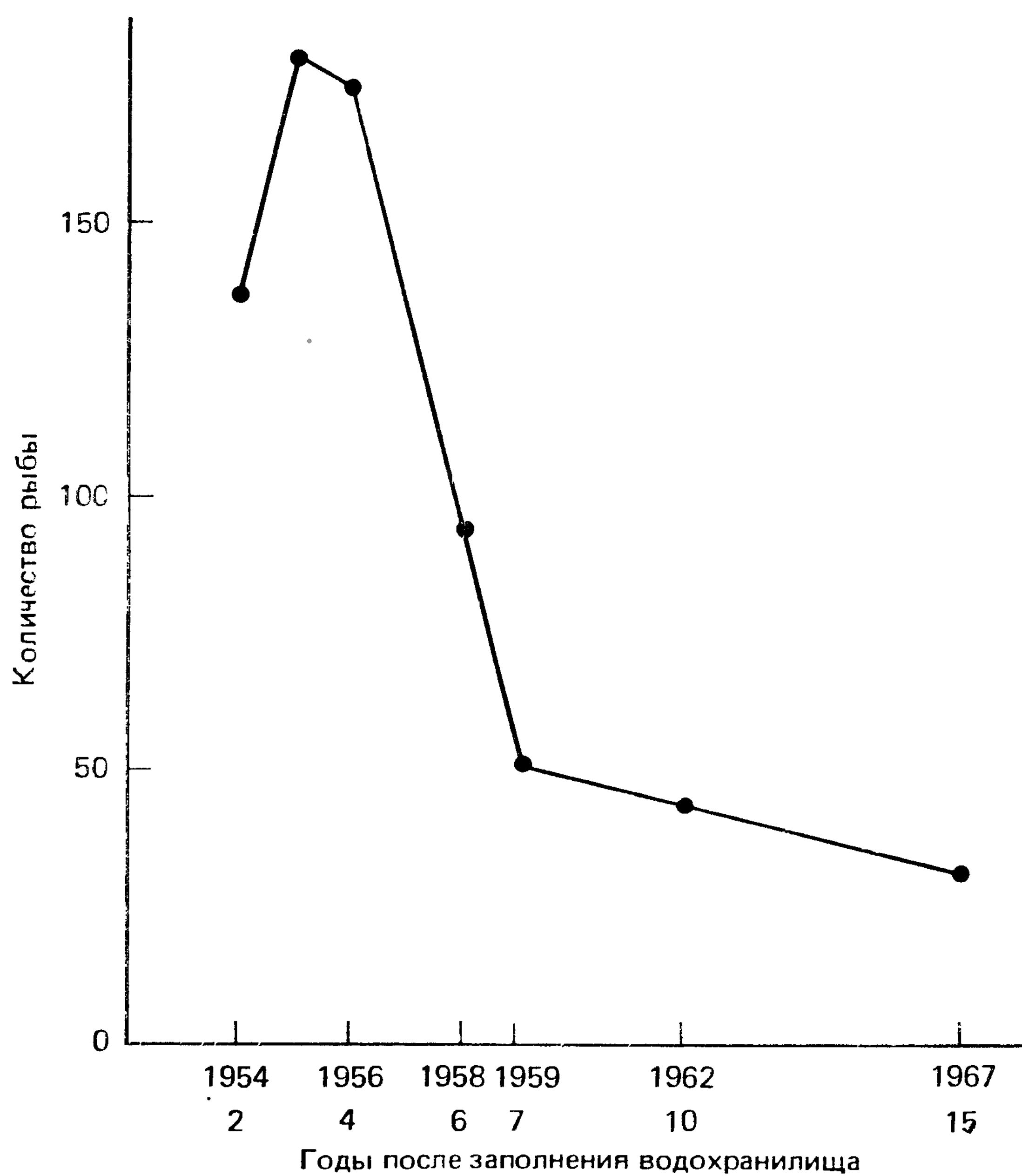


Рис. 8.6. Изменение обилия рыбы (средние по двум методам сбора) в новом русловом водохранилище в верховьях Миссури со второго по пятнадцатый годы после постройки плотины и заполнения водой образовавшегося озера Френсис-Кейз, Южная Дакота. (Gasaway, 1970.)

тивности в результате поступления большого количества энергии за счет колебаний уровня воды (это будет описано в разд. 3 настоящей главы).

Так как океаны, вообще говоря, находятся в стационарном состоянии и на протяжении столетий химически и биологически стабилизированы, океанографов не интересовали вопросы экологической сукцессии. Однако по мере того, как в результате загрязнений равновесие в океанах начинает нарушаться, взаимодействие аутогенных и аллогенных процессов будет, несомненно, привлекать большее внимание морских биологов. Более очевидны сукцессионные изменения в прибрежных водах, как это уже отмечалось на примере развития донных сообществ после сильных штормов, разрушающих поверхность морского дна. Маргалеф (Margalef, 1967) следующим образом подытожил свои наблюдения над сукцессионными изменениями в толще прибрежных вод:

1. Возрастают средний размер клеток и относительное обилие подвижных форм в фитопланктоне.

2. Продуктивность или скорость размножения снижаются.

3. Меняется химический состав фитопланктона, о чем можно судить, в частности, по растительным пигментам.

4. Меняется видовой состав зоопланктона: вместо пассивных фильтраторов развиваются более активные и питающиеся выборочно охотники. Это происходит вследствие сдвига от многочисленных мелких взвешенных пищевых частиц к более рассеянной пище, сконцентрированной в более крупные частицы и распределенной в более организованной (стратифицированной) среде.

5. На поздних стадиях сукцессии общий перенос энергии может быть снижен, но его эффективность, вероятно, повышается.

Джессби и Голдмен (Gassby, Goldman, 1974) использовали скорость смены видов планктона для построения диаграммы сезонной сукцессии в озерах. Виды быстро сменяют друг друга весной и намного медленнее летом. Если в июне добавить в озеро биогенные элементы, то скорость смены видов достигнет весеннего уровня и останется такой примерно в течение месяца.

Сукцессия организмов на искусственных субстратах в водной среде привлекает больше внимания, что объясняется практической важностью обрастания днищ судов и причалов усоногими ракообразными и другими сессильными морскими организмами. К тому же небольшие, используемые в нескольких повторностях образцы субстратов, такие, как стеклянные пластинки или квадраты из пластика, дерева или других материалов, широко применяются для оценки влияния загрязнений на биоту пресных и соленых вод (см. Patrick, 1954; Cairns, Dickson, 1971). Такие субстраты представляют собой своего рода микрокосм, на котором можно ожидать развития экологической сукцессии. Но это только ограниченная и упрощенная модель, поэтому экстраполировать полученные с ее помощью данные на более обширные, менее ограниченные в пространстве открытые системы со многими типами субстратов следует с осторожностью. В общем, первыми заселяют субстрат виды, у которых в том месте и в то время, где и когда появилась доступная поверхность, в воде имеются многочисленные стадии расселения. Иногда эти первые поселенцы так меняют химическую и физическую природу субстрата, что облегчается вторжение других видов, но чаще они сопротивляются вторжению других видов и существуют до тех пор, пока их не сменят более удачливые конкуренты. Как уже отмечалось при обсуждении литоральных сообществ на скалистых берегах, в процессе распределения видов в местообитаниях с определенными ограничениями или в условиях нехватки свободного пространства отрицательные взаимодействия (конкуренция, хищничество) играют бóльшую роль, чем положительные (сосуществование, мутуализм).

Гетеротрофная сукцессия. В качестве примера гетеротрофной сукцессии можно привести данные ранних экспериментов Вуд-

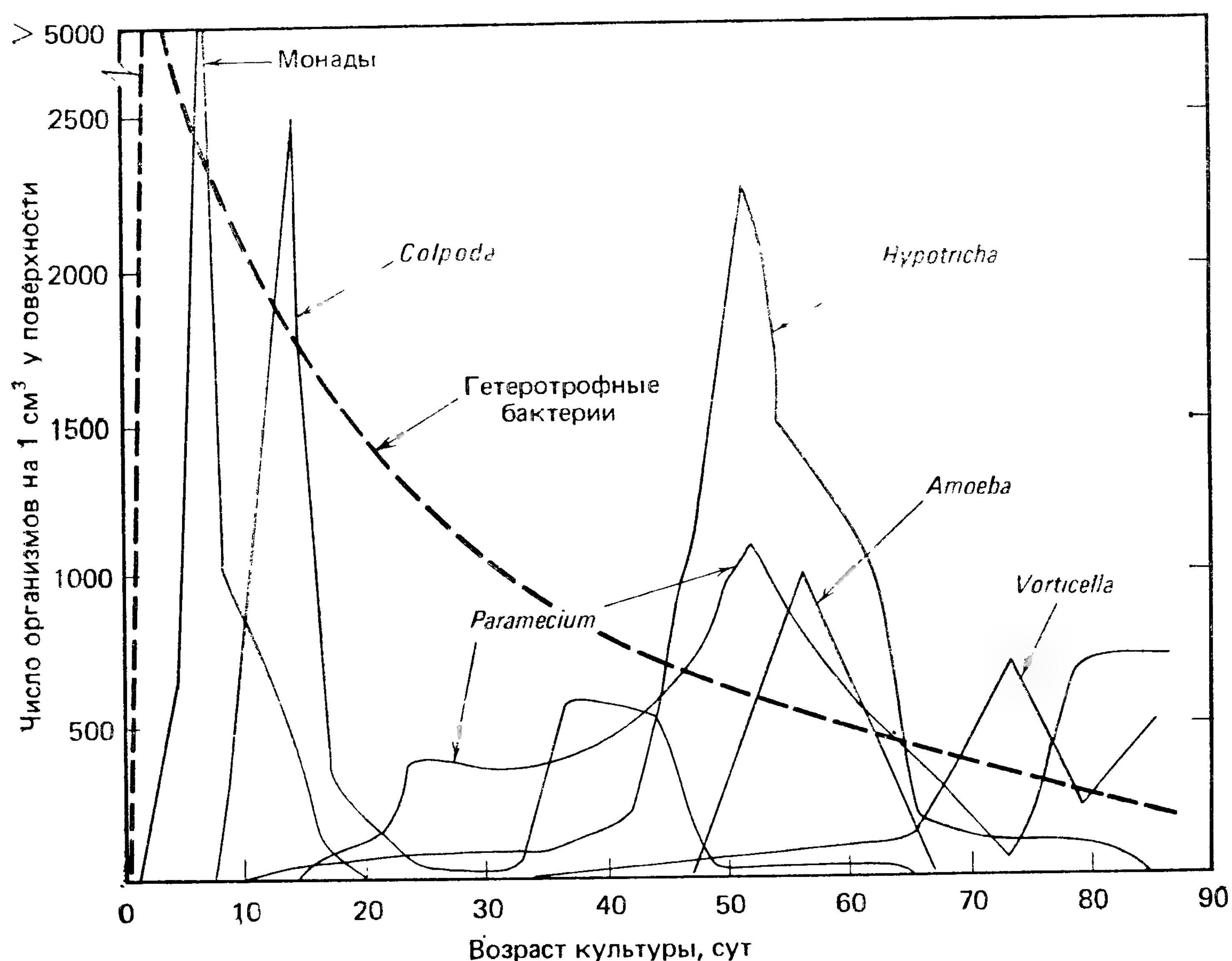


Рис. 8.7. Сукцессия в сенном отваре с последовательным доминированием разных видов. Это лабораторный пример гетеротрофной сукцессии. (По Woodruff, 1912, с добавлением гипотетической кривой для гетеротрофных бактерий.)

раффа (Woodruff, 1912) с сенным отваром. Если дать постоять культуральной среде, приготовленной из отвара сена, то развивается пышная культура бактерий. Если затем добавить к ней немного прудовой воды, содержащей «посевной материал» разнообразных простейших, то произойдет вполне определенная сукцессия населения простейших со сменой доминантных форм (рис. 8.7). В этой ситуации количество энергии достигает максимума вначале, а затем уменьшается. Если не добавлять свежую культуральную среду или не переводить систему в автотрофный режим, то она в конечном счете прекращает свое существование и все организмы погибают или образуют покоящиеся стадии (споры, цисты и т. п.). Такая система радикально отличается от автотрофной сукцессии, в которой поток энергии поддерживается неопределенно долго. Микрокосм в сенном отваре представляет собой хорошую модель сукцессии, происходящей в разлагающейся древесине, трупах животных, фекальных пеллетках и на вторичных стадиях очистки сточных вод. Эту сукцессию можно рассматривать также как модель сукцессии, «скатывающейся по наклонной плоскости», которую следует ассоциировать с обществом, зависящим от ископаемого горючего. Во всех этих примерах мы имеем дело с рядом переходных состояний в понижающемся энер-

гетическом градиенте, причем стационарного состояния достичь невозможно.

В лабораторной модели микроэкосистемы можно скомбинировать гетеротрофную и автотрофную сукцессии. Для этого пробы из каждой системы нужно добавить в среду, обогащенную органическим веществом. Горден и др. (Gorden et al., 1969) описали сукцессию в такой системе и измерили в ней поток энергии. Вначале, когда «цветут» гетеротрофные бактерии, система становится мутной; затем, когда в результате активности бактерий в среде накапливаются биогены и ростовые вещества (в частности, витамин тиамин), нужные водорослям, система становится ярко-зеленой. Эта сукцессия служит, конечно же, хорошей моделью культурной эвтрофикации, вызываемой органическим загрязнением, таким, как неполностью очищенные городские сточные воды.

Давление отбора: количество против качества. Стадии заселения островов, описанные Мак-Артуром и Уилсоном (McArthur, Wilson, 1967), прямо соответствуют стадиям экологической сукцессии на континентах. На ранней стадии колонизации острова, когда плотность населения мала, преобладает, как и на ранних стадиях сукцессии, *r*-отбор, т. е. успешнее вселяются виды с высокой скоростью размножения и роста. Напротив, при равновесной плотности, характерной для поздних стадий заселения острова и экологической сукцессии, давление отбора благоприятствует *K*-стратегам, т. е. видам с низким потенциалом роста, но более высокой способностью к выживанию в условиях конкуренции (пункт 14 в табл. 8.1).

Можно предположить, что происходящий при сукцессии переход от количества продукции к качеству сопровождается генетическими изменениями, охватывающими всю биоту, на что указывает тенденция к увеличению размеров организмов (пункт 16 в табл. 8.1). Изменение размеров растений, по-видимому, связано с возникновением адаптации к переходу на другой источник пищи, от неорганических биогенных элементов к органическим веществам. Мелкие организмы обладают селективным преимуществом в среде, богатой биогенами и компонентами минерального питания. Это справедливо, в частности, для автотрофов, поскольку у них велико отношение поверхности к объему. Однако по мере развития экосистемы неорганические биогенные элементы оказываются все более и более связанными в биомассе (т. е. становятся интрабиотическими), так что селективное преимущество переходит к более крупным организмам (либо к более крупным особям того же вида, либо к более крупным видам, либо и к тем и к другим), способность к запасанию веществ у которых выше и жизненные циклы сложнее. Благодаря этим свойствам они адаптированы к использованию сезонных или периодических поступлений биогенов или других ресурсов.

Тенденции изменения разнообразия. Хотя оба компонента разнообразия (пункты 12 и 13 в табл. 8.1) почти всегда возрастают на ранних стадиях развития экосистемы, все же пик разнообразия в одних случаях приходится примерно на середину серии, в других — ближе к концу. Тенденции изменения разнообразия во время сукцессии неодинаковы в различных трофических или систематических группах. Ранее мы уже кратко описали основные стадии сукцессионной серии на залежных полях в предгорьях в Джорджии (табл. 8.2). Никольсон и Монк (Nicholson, Monk, 1974) определили видовое богатство и выровненность для видов растений, принадлежащих к четырем основным жизненным формам — травы, лианы, кустарники и деревья — в этих стадиях. Видовое богатство в каждом ярусе возрастает быстро, сразу после его закрепления, а затем на последующих стадиях сукцессии скорость роста этого показателя уменьшается. Выровненность сразу возрастает почти до максимума, а в дальнейшем меняется очень мало. На рис. 8.8 показаны кривые доминирования—разно-

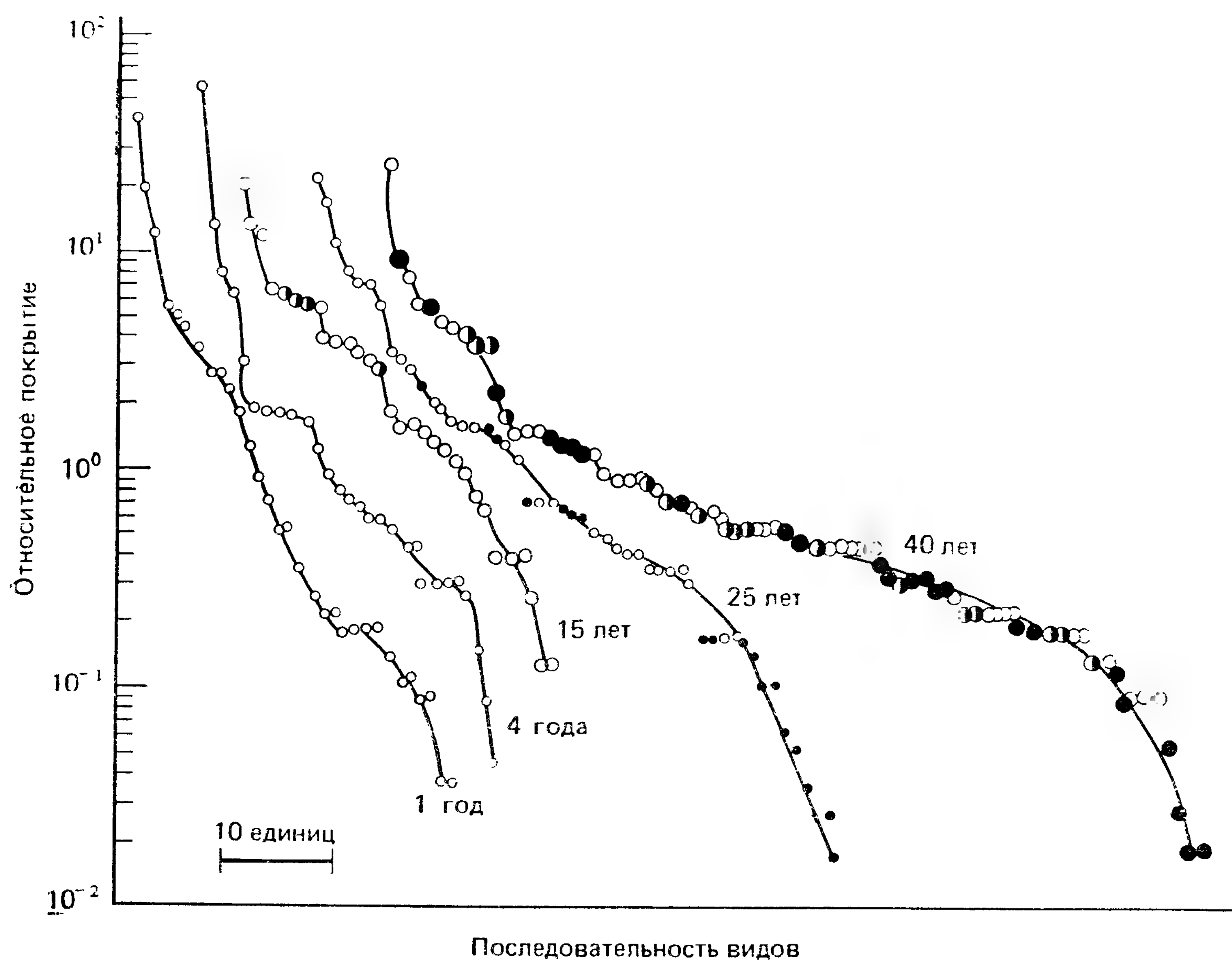


Рис. 8.8. Кривые доминирования — разнообразия для пяти разновозрастных залежных полей в южном Иллинойсе. Черные кружки — деревья, белые — травы, черные с белым — кустарники. (По Bazzaz, 1975.)

образия другой залежной сукцессии (южный Иллинойс). Разнообразие видов растений в ходе сукцессии в общем увеличивается, достигая максимума в начале стадии развития леса. Графики видового распределения в первые годы вторичной сукцессии име-

ют характер геометрических кривых (приближаются к прямым в полулогарифмических координатах), затем, по мере увеличения числа новых видов, постепенно становятся логнормальными. Результатом этого процесса оказывается высокий уровень выровненности (см. гл. 7, разд. 6). Последовательность кривых на рис. 8.8 очень напоминает последовательность от Арктики до тропиков, показанную на рис. 7.18.

Оклер и Гофф (Auclair, Goff, 1971) провели одно из наиболее полных исследований тенденций изменения разнообразия в ходе продолжительной сукцессии. Они измеряли видовое разнообразие деревьев в лесах разного возраста на западе района Великих озер. В сырых местах большее разнообразие наблюдалось в лесах среднего возраста и меньшее — в самых старых лесах. В сухих местах, напротив, разнообразие непрерывно повышалось по мере увеличения возраста леса.

Характер изменения видового разнообразия во время сукцессии — непрерывный рост или прохождение пика в промежуточной стадии — зависит от соотношения двух процессов, а именно от возрастания числа потенциальных ниш в результате увеличения биомассы, стратифицированности и других последствий биологической организации, и от противоположных эффектов увеличения размеров организмов (пункт 16 в табл. 8.1) и конкурентного исключения среди хорошо адаптированных долго живущих доминантов, которые снижают видовое разнообразие. Никому еще не удалось составить *полный* перечень всех видов на площади сколько-нибудь значительных размеров, не говоря уже о том, чтобы проследить за всем разнообразием видов в сукцессионной серии. Мы располагаем лишь данными для отдельных частей сообщества (деревья, птицы и т. д.). Можно ожидать, что характер изменения видового состава в значительной степени зависит от изучаемой группы и географического положения, что определяет набор видов, способных к вселению.

Как указывалось ранее (гл. 2, разд. 6), экологи единодушны в своем мнении относительно того, что изменение видового разнообразия представляет собой в большей степени косвенное следствие увеличения количества органического вещества и сложности, а не прямое следствие причинных факторов сукцессии. Достигнутый уровень разнообразия может сильно зависеть от энергетики, поскольку поддержание высокого разнообразия требует энергетических затрат и этот уровень может быть дестабилизирован (опять синдром «хорошенького понемножку»).

Другие аспекты биохимического разнообразия в целом изучены далеко не столь систематически, как видовое разнообразие, тем не менее было бы логично выявить их тенденции в ходе аутогенного развития экосистемы. Например, Джеффрис (Jeffries, 1979) обнаружил, что по мере созревания и усложнения морского

сообщества становится разнообразнее состав жирных кислот планктона и бентоса. Это может служить примером увеличения биохимического разнообразия.

Некоторые теоретические соображения. В начале этого раздела было установлено, что развитие экосистемы происходит в результате 1) изменений физической среды под воздействием сообщества как целого и 2) конкурентных взаимодействий и сосуществования между слагающими сообщество популяциями. Логично было бы предположить, что в многоплановое сукцессионное развитие, описанное в этом разделе, вносят вклад процессы, протекающие и на экосистемном, и на популяционном уровнях, однако некоторые экологи считают, что такое развитие обусловлено какой-либо одной из этих причин, но не обеими. Коннелл и Слейтер (Connell, Slayter, 1977) сравнили две теории: 1) «модель облегчения», в соответствии с которой виды ранних сукцессионных стадий меняют условия существования и подготавливают, таким образом, почву для последующих вселенцев, и 2) «модель ингибирования», согласно которой первые виды противостоят вторжениям и сохраняются до тех пор, пока не окажутся вытесненными в результате конкуренции, выедания и внешних возмущений. Коннелл и Слейтер явно предпочитают вторую модель, по крайней мере для вторичной сукцессии. Сущность аргументов сторонников популяционных теорий причин сукцессии сводится к тому, что если наблюдаемые сукцессионные тенденции можно объяснить взаимодействиями на видовом уровне, то нет необходимости привлекать процессы на высших уровнях. Другие теоретики, напротив, считают, что видовая сукцессия — это только часть процесса, что самоорганизованное развитие — это свойство целых экосистем и что, следовательно, нет необходимости объяснять фундаментальные тенденции взаимодействиями составляющих популяций.

Идея о том, что экологическую сукцессию следует рассматривать с холистической точки зрения, восходит к Фридерику Е. Клементсу и его монографии 1916 г. (F. E. Clements, 1916), озаглавленной «Растительная сукцессия» (переизданной в 1928 г. под названием «Растительная сукцессия и индикаторы»). Клементс считал, что сообщество в своем развитии повторяет последовательные стадии развития организма и что все сообщества в одной климатической области развиваются в направлении одного и того же климакса (идея «моноклимакса», см. следующий раздел); однако в настоящее время эти идеи потеряли свою привлекательность или оказались сильно модифицированными. Тем не менее его основной тезис — экологическая сукцессия — это процесс развития, а не только смена функционирующих изолированно видов — остается в основе одной из самых важных объединяющих теорий экологии. Маргалеф (Margalef, 1963, 1963a, 1968) и Ю. П. Одум (E. P. Odum, 1969) переработали и расширили

фундаментальную теорию Клементса, дополнив ее такими функциональными характеристиками, как метаболизм сообщества. Главным для холистического подхода является вопрос о самоорганизации как свойстве неравновесных термодинамических систем (т. 1, с. 109). Ниже дается подборка современных утверждений, принадлежащих авторам, которые нашли по крайней мере теоретические основы для того, чтобы рассматривать сукцессию как стратегию самоорганизации: «Полагают, что процесс в целом [сукцессия] протекает таким образом, что система накапливает разнообразие и специализацию до тех пор, пока уровень неопределенности окружающей среды не обратит дальнейшее усложнение организации во вред системе». (Valiela, 1971.)

«Твердо установлено, что в стабильных условиях окружающей среды экологические системы с большим разнообразием успешно конкурируют с более простыми и замещают их. Если особый поток энергии не направлен на предотвращение сукцессии, то сложная специализированная система характеризуется большей работой выхода, направленной в русло общих усилий, и вытесняет те системы, энергия которых запасается, а не используется для полезной работы, направленной на выживание в конкуренции». (H. T. Odum, 1971.)

«Смена направлений приложения энергии при ее превращениях объясняет относительные эффективности видов, которые сменяют друг друга во вторичной сукцессионной серии наземных растений. Применение принципа смены способностей видов в серии позволяет предсказать самые общие свойства роста и размножения в ходе сукцессии». (Christopher Smith, 1976.)

«Ход и особенности вторичной сукцессии выводятся из теоретической динамической модели взаимообусловленных обратных связей. Эта модель [соответствует] табличной модели экологической сукцессии Одума». (Gutierrez, Fey, 1975).

«Популяции сменяются в ходе сукцессии, но продуктивность системы можно измерять на протяжении всего процесса. Сукцессия — это не просто последовательность разных систем, а единая система, которая меняет во времени переходящие виды и популяции». (O'Neil, Reichle, 1977).

«Предполагается, что самоорганизующиеся диссипативные системы развиваются во времени так, чтобы оптимизировать свою независимость (сложность биомассы и потоков в сетях). Это предположение подтверждается тенденциями развития экосистем». (Ulanowicz, 1980).

Противоположная концепция состоит в том, что экологическая сукцессия не имеет оптимизирующей стратегии и происходит в результате борьбы особей и видов за пространство. Эту концепцию высказывает в своих работах Глисон (H. A. Gleason), в частности в статье 1926 г., озаглавленной «Индивидуалистическая концеп-

ция растительной сукцессии». Работы Глисона, рассмотренные недавно Мак-Интошем (McIntosh, 1975), служат отправной точкой построения новых популяционных теорий сукцессии. Эти теории характеризуются новыми подходами к эволюционной биологии и оценками тех влияний, которые оказывают друг на друга консументы и продуценты, и реакций на такие воздействия. Теории сукцессии, основывающиеся на свойствах организмов, а не на эмерджентных свойствах экосистем, разработаны в обзорах Друри и Нисбета (Drury, Nisbet, 1973) и Хорна (Horn, 1974, 1975). Главная предпосылка, согласно Пикетту (Pickett, 1976), состоит в том, что меняющееся в зависимости от внешних возмущений и физических градиентов положение вида в сукцессионной последовательности определяется его эволюционной стратегией (дарвиновский отбор, конкурентное исключение и т. д.) и характеристиками жизненного цикла. С тех пор как холистическая теория Клементса была признана эволюционной теорией сообщества, популяции и экосистемы, экологи не смогли далее оставаться в стороне от этой проблемы, о чем свидетельствуют их работы. Эту позицию занимал в общем покойный Роберт Уиттэкер (Whittaker, 1957, 1975; Whittaker, Woodwell, 1971). Глессер (Glasser, 1982) в недавнем обзоре также отметил, что, хотя в фазе ранней колонизации закрепляются случайные организмы, которым повезло, позднейшие стадии намного более организованны и упорядоченны.

Раньше или позже любая теория проверяется в практическом мире прикладной науки, например в лесном хозяйстве. Лесоводы, вообще говоря, считают, что лесная сукцессия направлена и предсказуема. Для того чтобы оценить будущие запасы древесины, они часто строят модели, в которых сочетаются тенденции природной сукцессии с нарушениями и хозяйственной деятельностью, меняющими природный ход процесса. В предгорных районах Джорджии, например, естественная лесная сукцессия направлена от сосен к широколиственным деревьям. Поскольку сосны в настоящее время представляют бо́льшую промышленную ценность, чем широколиственные породы, были предприняты попытки остановить сукцессию на стадии сосен, чтобы эта стадия сохранялась и восстанавливалась, особенно в районах с развитыми заготовками древесины. Джонсон и Шарп (Johnson, Sharpe, 1976) пишут, что, несмотря на усилия по освоению лесов и сохранению сосны, с 1961 по 1972 г. увеличилась площадь произрастания широколиственных деревьев (как амбрового и тюльпанного деревьев на ранних стадиях, так и дуба и гикори на поздних). Основываясь на модели, построенной на 30-летнюю перспективу, эти авторы считают, что площадь, занятая широколиственными породами, будет увеличиваться и дальше, хотя скорость такого увеличения будет меньше, чем в ходе естественной сукцессии. Важное значение в этой прогностической модели придается таким факторам,

как урбанизация и борьба с пожарами, которые дают широколиственным деревьям преимущество перед соснами. Джонсон и Шарп пришли к выводу, что хотя состав предгорного леса и находится под сильным влиянием хозяйственной деятельности человека, будущие изменения будут следовать тенденциям природной сукцессии.

2. Концепция климакса

Определения

Терминальным, или стабильным, сообществом развивающейся серии является климаксное сообщество. Теоретически климаксное сообщество поддерживает само себя неопределенно долго, все внутренние его компоненты уравновешены друг с другом, и оно находится в равновесии с физической средой. В климаксном сообществе в отличие от развивающихся стадий и других переходных сообществ годовая продукция и «импорт» уравновешиваются годовым потреблением и «экспортом» (см. рис. 8.1 и 8.2). Удобно, хотя и несколько произвольно, различать для данной области: 1) единственный *региональный*, или *климатический*, *климакс*, находящийся в равновесии с общими климатическими условиями, и 2) различное число *локальных*, или *эдафических*, *климаксов*, которые представляют собой модификации стационарных состояний, соответствующие особым местным условиям субстрата. В тех местах, где рельеф местности, почва, водный режим и регулярные возмущения, например пожары, препятствуют развитию экосистемы до теоретического конечного состояния, сукцессия заканчивается эдафическим климаксом.

Объяснения и примеры

Представление о том, что аутогенное развитие неизбежно приводит к стабильному сообществу, широко принято, поскольку оно основано на здравой теории и глубоких наблюдениях. Однако по интерпретации этого представления экологи делятся на две школы. Согласно концепции моноклимакса (которая, как отмечалось в предыдущем разделе, восходит к Клементсу), в любой области теоретически возможен лишь один климакс, в направлении которого, хотя и медленно, развиваются все сообщества. Согласно более реалистичной концепции поликлимакса, не следует ожидать, что все сообщества в данной климатической области придут к одному и тому же, несмотря на все разнообразие физических условий. Нельзя также рассчитывать, что под влиянием данного сообщества все местообитания достигнут какого-то единого уровня

за приемлемые отрезки времени, сопоставимые с продолжительностью жизни человека (или в несколько раз бо́льшими!). Удобный компромисс между этими двумя точками зрения — признание единственного теоретического климатического климакса и разного числа эдафических климаксов, зависящих от изменчивости субстрата.

Концепцию поликлимакса лучше всего проиллюстрировать на частном примере. На рис. 8.9 показаны особенности рельефа южной части провинции Онтарио и стабильные сообщества, связанные с различными физическими условиями. В равнинных или слабохолмистых местностях с хорошо дренированной, но влажной почвой терминальная стадия сукцессии представлена кленово-буковым сообществом (доминирующие растения — сахарный клен и бук). Так как этот тип сообщества в данном регионе можно встретить повсюду, где рельеф и дренирование выражены умеренно, сообщество клена и бука можно произвольно принять за климатический климакс региона. Там, где, несмотря на деятельность сообщества, почва более влажная или более сухая, чем в норме, мы встречаем несколько отличные типы терминальных сообществ (см. рис. 8.9). Еще большие отклонения от климатического климакса наблюдаются на крутых южных склонах, где микроклимат теплее, или на северных склонах и в глубоких лощинах, где микроклимат холоднее. Эти климаксы часто похожи на климатические климаксы, находящиеся соответственно южнее или севернее. Так что если вы живете на востоке США или в гористой местности на западе и заинтересуетесь, каким был бы климаксный лес севернее, найдите ненарушенный северный склон или лощину. Южный склон соответственно покажет вам, каким был бы тип леса южнее.

Теоретически если предоставить лесному сообществу на сухой почве развиваться неопределенно долго, то почва постепенно обогатилась бы органическим веществом и соответственно возросла бы ее влагоемкость; со временем это создало бы условия для более влаголюбивого леса, например кленово-букового. Мы не знаем, произойдет ли это на самом деле, так как у нас очень мало данных о такого рода изменениях и так как наблюдения в нетронутых областях не проводились в течение достаточно длительного времени, что, по-видимому, было бы необходимо. В любом случае вопрос этот чисто академический, поскольку задолго до того, как могли бы произойти любые аутогенные изменения, скажется вмешательство климатических, геологических или антропогенных воздействий. Альтернативой рассмотрению ряда климаксов или серий, связанных в мозаичном ландшафте, показанном на рис. 8.9, с частными физико-географическими условиями, была бы некоторая разновидность градиентного анализа (см. гл. 7, разд. 7). Экологическая сукцессия — это, в сущности, градиент во времени, кото-



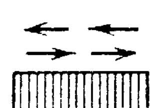
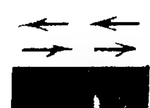
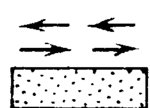
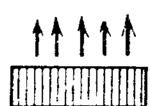
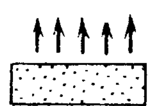
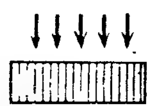
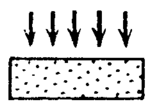
Местообитание: микроклимат и почва		Климаксное биотическое сообщество	
	Нормальный микроклимат над сырой почвой	Клен—бук	КЛИМАТИЧЕСКИЙ КЛИМАКС
	Нормальный микроклимат над влажной почвой	Дуб—ясень	ЭДАФИЧЕСКИЕ КЛИМАКСЫ
	Нормальный микроклимат над сухой почвои	Дуб—гикори	
	Теплый микроклимат над сырои почвой	Тюльпанное дерево—орех	
	Теплый микроклимат над влажной почвой	Явор—тюльпанное дерево	
	Теплый микроклимат над сухой почвой	Дуб—каштан	
	Холодный микроклимат над сырой почвой	Вяз—ясень—дуб	
	Холодный микроклимат над влажной почвой	Белая ель—бальзамическая пихта	
	Холодный микроклимат над сухой почвой	Тсуга—желтая береза	

Рис. 8.9. **Климатический и эдафические климаксы на юге провинции Онтарио.** (Из Hills, 1952, с упрощениями.)

рый взаимодействует с градиентом рельефа местности и климатическим градиентом в пространстве.

Аутогенная экологическая сукцессия происходит в результате изменений окружающей среды, вызванных самими организмами. Поэтому, чем более экстремальны физические условия среды, тем труднее становится модификация окружающей среды и тем больше вероятность того, что развитие сообщества прекратится, не достигнув теоретического регионального климакса. Процент площадей, на которых может развиться климатический климакс, сильно варьирует в разных областях. Когда первые поселенцы достигли Великих равнин, бóльшая часть этого региона с его мощными почвами была покрыта климаксной степью. Напротив, на песчаных, геологически более молодых прибрежных равнинах Юго-Востока климатический климакс (вечнозеленый широколиственный лес) и в то время был такой же редкостью, как и теперь. Бóльшая часть прибрежной равнины занята эдафическими климаксами сосны или влаголюбивых сообществ, или их последовательными стадиями. Напротив, можно считать, что океаны, занимающие геологически древние бассейны, представляют собой климаксы в той мере, в какой это касается развития сообщества. Однако, как уже упоминалось, здесь наблюдаются сезонные сукцессии и сукцессии, происходящие вслед за возмущениями и особенно выраженные в прибрежных водах.

На рис. 8.10 показан наглядный пример различия между региональным и эдафическим климаксом. На одном прибрежном участке в северной части Калифорнии леса из гигантской вечнозеленой секвойи соседствуют бок о бок с карликовыми лесами из крошечных, чахлых деревьев. Как видно на рисунке, оба типа лесов подстилает один и тот же песчаник, но карликовые леса растут там, где водонепроницаемый горизонт залегает близко к поверхности, сильно ограничивая развитие корней и препятствуя перемещению воды и биогенов. Растительность, которая в этих условиях достигает равновесия или климакса, почти полностью отличается по своей структуре и видовому составу от растительности, покрывающей соседние участки, где отсутствует водонепроницаемый горизонт.

Там, где преобладают описанные в предыдущем разделе циклические сукцессии, климакс отсутствует в том смысле, что мы не наблюдаем самоподдерживающегося стационарного состояния. Существует, однако, тенденция рассматривать конец каждого цикла как короткоживущий климакс или, по некоторым утверждениям, «катастрофический климакс», разрушение которого «запрограммировано».

Обычно критерием того, является ли данное сообщество климаксным или нет, служит видовой состав. Однако одного этого критерия часто оказывается недостаточно, поскольку видовой со-

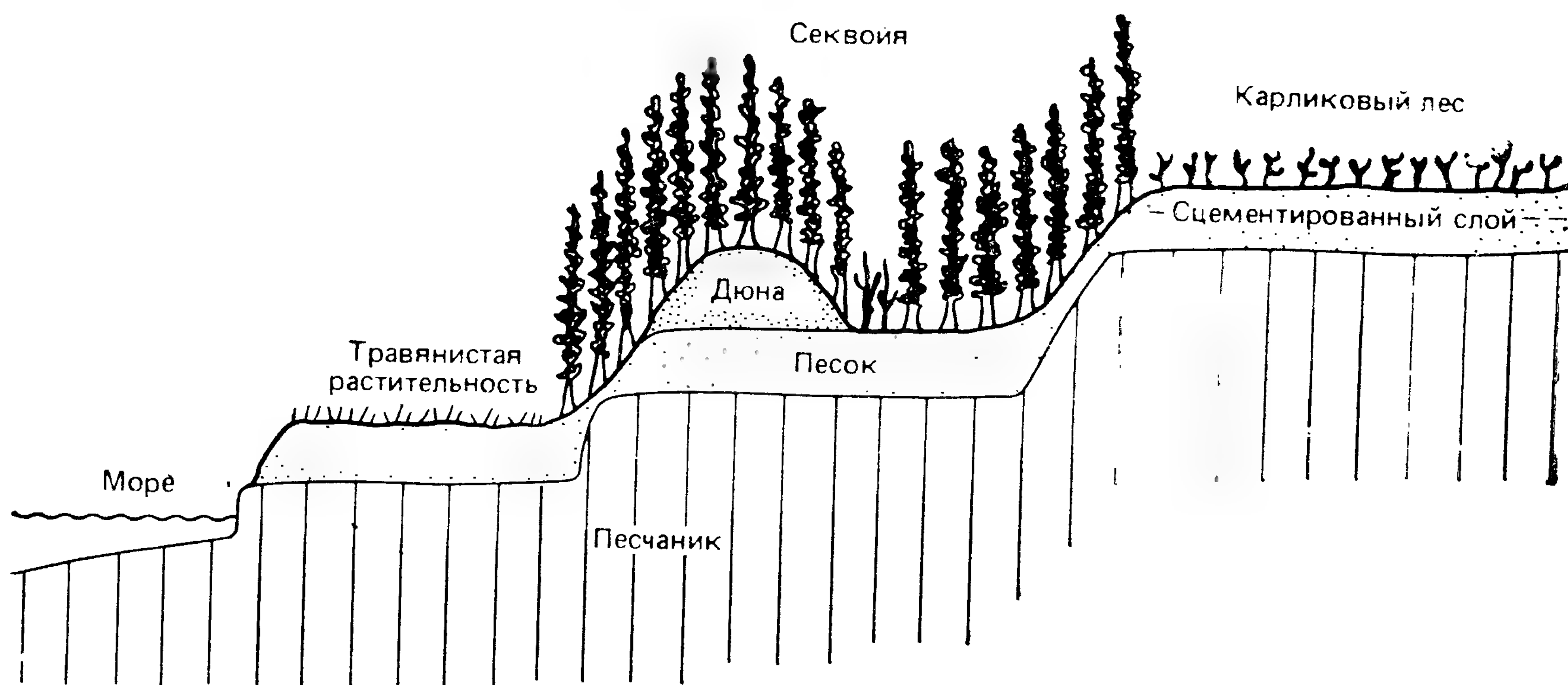


Рис. 8.10. Эдафические климаксы на побережье северной Калифорнии (район Мендосино). На примыкающих друг к другу береговых террасах с одинаковой материнской породой (горизонт С) — береговые отложения и песчаники — по соседству растут леса гигантской секвойи и карликовый хвойный лес. Хвойный лес чахлый и низкорослый, потому что сцементированный окислами железа горизонт В залегает примерно на глубине 45 см от поверхности. Почва над непроницаемым горизонтом очень кислая (pH 2,8—3,9) и бедна Ca, Mg, K, P и другими минеральными компонентами питания. По крайней мере одна из доминирующих карликовых сосен представлена экотипом, специально адаптированным к этим крайним почвенным условиям. (По Jenny, Arkley, Schultz, 1969.)

став заметно меняется в ответ на сезонные и кратковременные колебания погоды, даже если экосистема в целом остается стабильной. Как уже указывалось, хорошим показателем может служить отношение P/R или другие функциональные критерии. Полезны также различные статистические оценки, например время оборота (в климаксе дольше, чем в серии), коэффициенты вариации, индексы сходства и другие показатели устойчивости.

Человек, конечно, сильно влияет на ход сукцессии и достижение климакса. Когда стабильное сообщество, не представляющее собой климатический или эдафический климакс для данной местности, поддерживается человеком или домашними животными, его удобно было бы обозначить как *дисклимакс* (т. е. нарушенный климакс) или *антропогенный субклимакс* (т. е. порожденный человеком). Например, чрезмерный выпас может привести к образованию пустынного сообщества с зарослями креозотового кустарника, мескита и кактусов там, где по условиям локального климата могла бы сохраниться степь. Пустынное сообщество в данном случае — дисклимакс, а степь — климатический климакс. Пустынное сообщество в таких условиях — показатель бесхозяйственности человека, тогда как в регионе с настоящим пустынным климатом его следует считать естественным. Интересное сочетание эдафического климакса и дисклимакса наблюдается на обширных

пространствах степных районов Калифорнии, где интродуцированные виды однолетников почти полностью вытеснили местные злаки прерий (более подробно об этом дисклимаксе см. McNaughton, 1968).

Сельскохозяйственные экосистемы, остающиеся долгое время стабильными, определенно можно рассматривать как климаксы (или дисклимаксы), поскольку в среднем за год «импорт» и продукция уравновешивают дыхание и «экспорт» (урожай), и ландшафт при этом из года в год не меняется. Примерами длительного антропогенного стационарного состояния являются сельское хозяйство в Голландии и Бельгии и древняя культура риса на Востоке. К сожалению, многие системы ведения сельского хозяйства, особенно современные системы в тропиках и орошаемых пустынях, никоим образом нельзя считать стабильными, так как эти системы подвержены эрозии, выщелачиванию, засолению и нашествиям вредителей. Поддержание высокой продуктивности таких систем требует все возрастающих энергетических субсидий, а слишком крупные субсидии могут оказаться стрессовыми для системы (гл. 3, разд. 3, рис. 3.5).

3. Эволюция биосферы

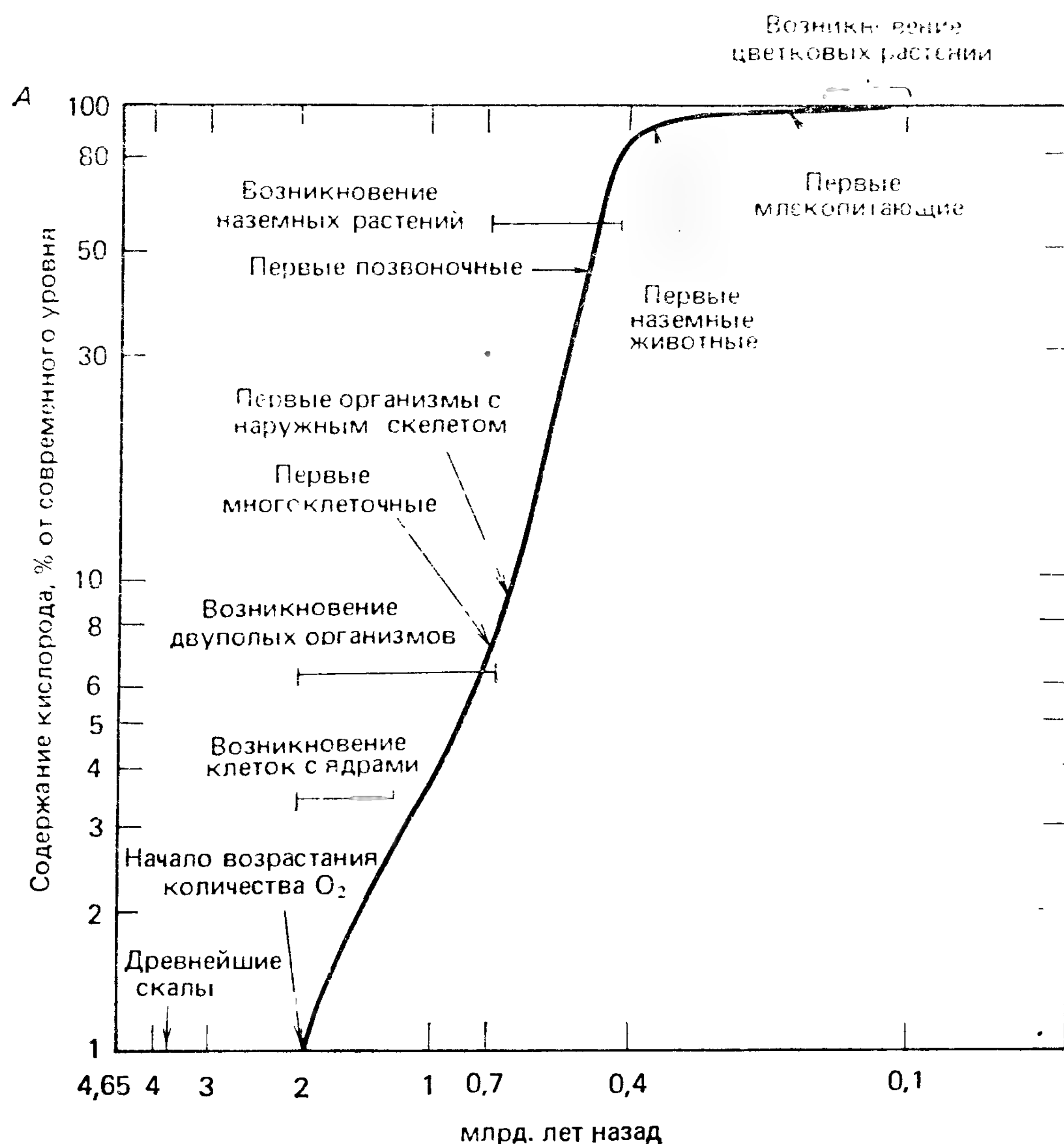
Определения

Как и при описанном в разд. 1 этой главы развитии в течение коротких промежутков времени, долговременная эволюция биосферы формируется под влиянием 1) аллогенных (внешних) сил, таких, как геологические и климатические изменения, и 2) аутогенных (внутренних) процессов, обусловленных активностью живых компонентов экосистемы. Первые экосистемы, существовавшие 3 млрд. лет тому назад, были населены крошечными анаэробными гетеротрофными организмами, существовавшими за счет органического вещества, синтезировавшегося в абиотических процессах. Затем последовали возникновение и популяционный взрыв автотрофных водорослей, которые, как полагают, сыграли одну из главных ролей в превращении восстановительной атмосферы в кислородную. С этого момента на протяжении длительного геологического времени эволюция организмов шла по пути создания все более сложных и разнообразных систем, которые 1) контролировали состав атмосферы и 2) содержали в себе все более крупные и высокоорганизованные виды многоклеточных. Принято считать, что эволюционные изменения происходят в принципе путем естественного отбора на видовом или более низком уровнях. Однако возможно, что естественный отбор на более высоких уровнях также играет важную роль, особенно 1) *коэволюция*, т. е.

взаимный отбор зависящих друг от друга автотрофов и гетеротрофов, и 2) *групповой* отбор, или *отбор на уровне сообществ*, который ведет к сохранению признаков, благоприятных для группы в целом, даже если они неблагоприятны для конкретных носителей этих признаков внутри группы.

Объяснения

На рис. 8.11 изображена грубая схема эволюции организмов и кислородной атмосферы. Эти два фактора сделали биосферу уникальной среди планет нашей Солнечной системы. Сейчас считается общепринятым, что, когда свыше 3 млрд. лет назад на Земле зародилась жизнь, атмосфера содержала азот, аммиак, водород, окись углерода, метан и водяной пар, но свободный кислород в ней отсутствовал (см. Berkner, Marshall, 1964, 1965; Drake, 1968; Tappen, 1968; Calvin, 1969). В атмосфере содержались также хлор, сероводород и другие газы, ядовитые для большинства современных организмов. Состав атмосферы в то время в значительной степени определялся вулканическими газами; вулканы тогда были намного более активными, чем сейчас. Из-за отсутствия кислорода не существовало и озонового слоя (под действием коротковолнового излучения O_2 превращается в O_3, в свою очередь поглощающего ультрафиолетовое излучение), экранирующего губительное ультрафиолетовое излучение Солнца, которое, таким образом, достигало поверхности суши и воды. Это излучение убило бы любые незащищенные от него организмы, но, как это ни странно, считается, что именно оно породило химическую эволюцию, приведшую к возникновению сложных органических молекул, таких, как аминокислоты, которые послужили блоками для построения примитивных живых систем. Очень малое количество кислорода, образуемого за счет абиотических процессов, например при диссоциации водяного пара под действием ультрафиолета, могло обеспечить достаточное количество озона, чтобы создать некоторую защиту от самого ультрафиолетового излучения. Все же, пока атмосферного кислорода и озона было мало, жизнь могла развиваться только под защитой слоя воды. Первыми живыми организмами были, следовательно, дрожжеподобные анаэробы, которые получали необходимую для дыхания энергию путем брожения. Так как брожение гораздо менее эффективно, чем кислородное дыхание (см. т. 1, с. 50), примитивная жизнь не могла эволюционировать дальше одноклеточной стадии прокариот (организмов, не имеющих оформленного ядра). Снабжение примитивных организмов пищей также было очень ограничено; их питание, по-видимому, зависело от медленно опускавшихся на дно органических веществ, синтезировавшихся под действием радиации в верхних слоях воды, куда не рисковали подниматься эти



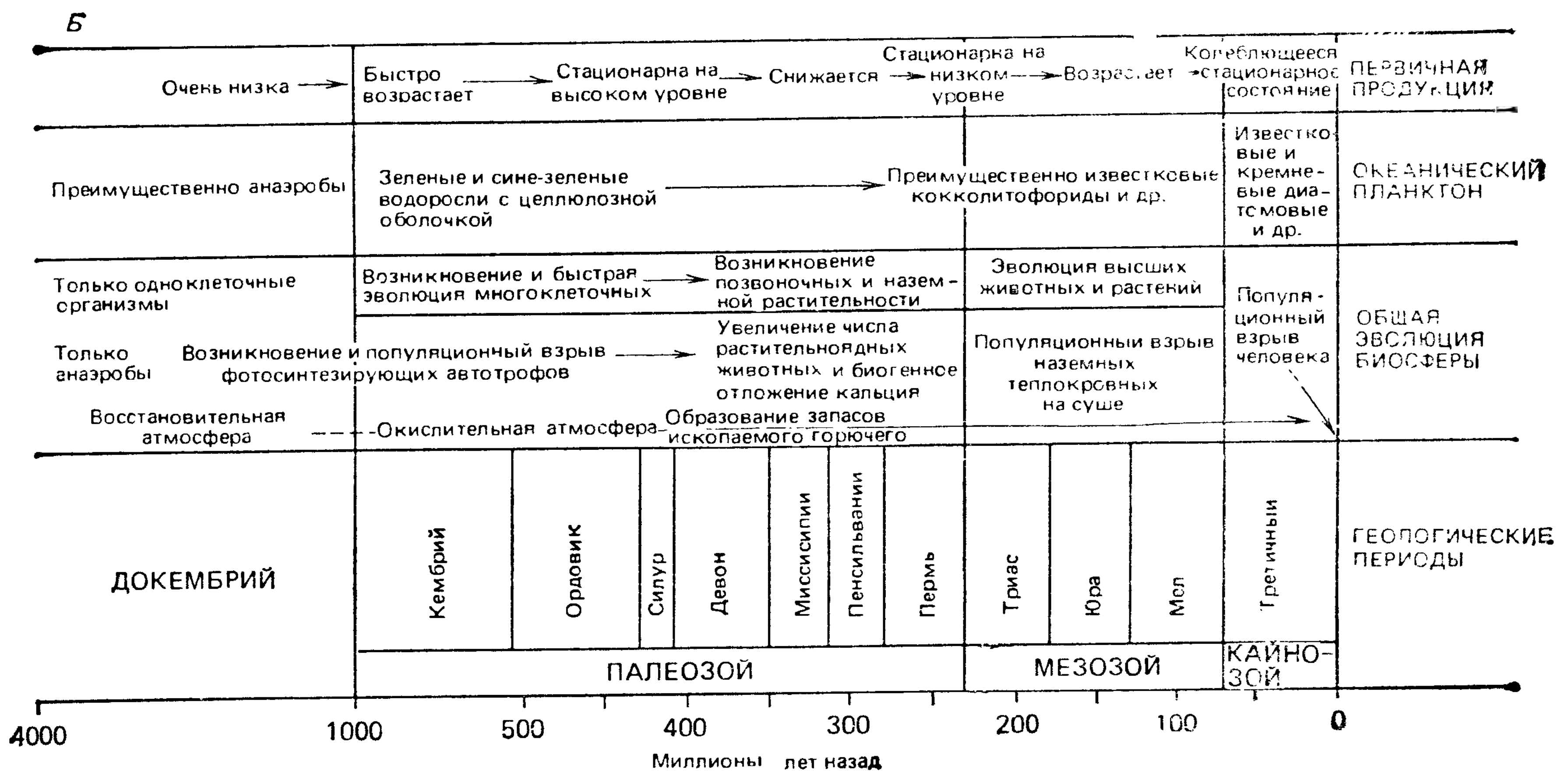


Рис. 8.11. Эволюция биосферы и ее кислородной атмосферы. *А*. Датировка событий биологической эволюции на фоне предполагаемого изменения уровня кислорода. (Cloud, 1978.) *Б*. Геологические периоды и возникновение основных биотических компонентов по данным палеонтологической летописи.

голодные микробы! Так на протяжении миллионов лет жизнь вынуждена была существовать в очень неподходящих условиях, подвергаясь множеству опасностей. Беркнер и Маршалл (Berkner, Marshall, 1969) обрисовали эту ситуацию: «Для этой модели примитивной экологии необходим водоем, достаточно глубокий, чтобы поглощался губительный ультрафиолет, но не столь глубокий, чтобы не ослабить чрезмерно видимый свет. Жизнь могла зародиться на дне небольших водоемов или мелководных закрытых морей, питавшихся, по-видимому, горячими источниками, богатыми пригодными в пищу химическими веществами».

Возникновение фотосинтеза покрыто тайной. По-видимому, определенную роль сыграло давление отбора, обусловленное скудостью органической пищи. Постепенное увеличение в воде количества кислорода за счет жизнедеятельности организмов и его диффузия в атмосферу около 2 млрд. лет назад (рис. 8.11, *Б*) вызвали громадные изменения в химии Земли и сделали возможным быстрое распространение жизни и развитие эукариотических (обладающих оформленным ядром) клеток, что привело в свою очередь к эволюции более крупных и более сложных живых систем. Многие минералы, такие, как железо, выпали из воды в осадок и образовали характерные геологические формации. По мере увеличения содержания кислорода в атмосфере слой озона в ее верхней части становился все более мощным и мог экранировать разрушающее ДНК ультрафиолетовое излучение. Жизнь теперь могла свободно распространиться к поверхности моря. Затем последовало то, что Клауд (Cloud, 1978) назвал «позеленением суши». Аэробное дыхание сделало возможным развитие сложных многоклеточных организмов. Считается, что первые ядерные клетки появились после того, как содержание кислорода в атмосфере достигло 3—4% (или около 0,6% атмосферы) его современного уровня (20%). Сейчас полагают, что это произошло примерно 1 млрд. лет назад. Маргулис (Margulis, 1981, 1982) приводит достаточно убедительные доводы в пользу теории, предполагающей, что эукариотические клетки возникли как мутуалистическое объединение независимых прежде микробов аналогично современной эволюции лишайников, показанной на рис. 7.11.

Когда содержание кислорода около 700 млн. лет назад достигло примерно 8%, появились первые многоклеточные организмы (Metazoa) (рис. 8.11, *Б*). Термин «докембрий» используется для обозначения того огромного периода времени, когда существовали только мелкие, прокариотические одноклеточные формы жизни. В кембрии произошел эволюционный взрыв новых форм жизни, таких, как губки, кораллы, черви, моллюски, морские водоросли и предки семенных растений и позвоночных. Так, благодаря способности мельчайших зеленых растений моря продуцировать та-

кое количество кислорода, которое превышало потребности в нем всех организмов, оказалось возможным заселение живыми существами за сравнительно короткое время всей Земли. В течение последующих периодов палеозойской эры жизнь не только заполнила все моря, но и вышла на сушу. Развитие зеленой наземной растительности обеспечило большие количества кислорода и пищи, которые были необходимы для последующей эволюции таких крупных животных, как динозавры, млекопитающие и, наконец, человек. В это же самое время к океаническому планктону, ранее состоявшему из форм с клеточными оболочками из органических веществ, прибавились формы с известковыми, а позднее и с кремневыми оболочками (рис. 8.11, *А*).

Когда примерно в середине палеозоя, около 400 млн. лет назад, продукция кислорода сравнялась с его потреблением, содержание кислорода в атмосфере достигло современного уровня, т. е. 20%. Следовательно, с экологической точки зрения эволюцию биосферы можно сравнить с гетеротрофной сукцессией, на смену которой пришел автотрофный режим, подобной той сукцессии, которую можно воспроизвести в лабораторном микрокосме, начав с культуральной среды, обогащенной органическим веществом. В конце палеозоя произошло снижение содержания O_2 и повышение содержания CO_2, сопровождавшееся изменениями климата и, по-видимому, послужившее толчком к обширному «автотрофному цветению», создавшему запасы ископаемого топлива, на которых основана современная промышленная цивилизация. Затем последовало постепенное возвращение к атмосфере с высоким уровнем O_2 и низким уровнем CO_2, после чего отношение O_2/CO_2 остается в состоянии, которое можно назвать осциллирующим стационарным состоянием. Антропогенное загрязнение атмосферы пылью и CO_2 может сделать это ненадежное равновесие еще более «нестационарным» (см. гл. 2 и гл. 4).

Между прочим подобную краткую историю развития атмосферы следовало бы довести до сведения каждого гражданина и каждого школьника, так как она ярко показывает абсолютную зависимость человека от других организмов, населяющих среду, в которой обитает он сам. Согласно гипотезе Геи (гл. 2, разд. 4), регуляция состояния среды организмами, особенно микроорганизмами, установилась в очень ранний период истории биосферы. Противоположная гипотеза утверждает, что жизнь на ранних стадиях просто была в состоянии адаптироваться к условиям вызванных радиацией физико-химических изменений. Иными словами, вопрос ставится так: была ли ранняя эволюция в большей степени аутогенной или аллогенной? Вызывает оживленные дискуссии также вопрос о том, эволюционировала ли жизнь постепенно или в процессе эволюции наблюдались четко выраженные импульсы (короткие периоды быстрых изменений сменялись дли-

тельными периодами, когда изменения были невелики или их вовсе не было), как об этом свидетельствует изучение ископаемых остатков. Этот вопрос будет рассмотрен в следующем разделе.

На протяжении всей органической эволюции на развитие форм жизни значительное влияние оказывал «дрейф континентов». Этот процесс подробно обсуждается Уилсоном (Wilson, 1972).

Очень хорошо читается книга об эволюции биосферы, написанная Клаудом (Cloud, 1978). Прекрасное изложение эволюции жизни можно найти в книге Маргулис, озаглавленной «Ранняя жизнь» (Margulis, 1982).

4. Естественный отбор: аллопатрическое и симпатрическое видообразование; микроэволюция и макроэволюция

Определения

Вид — это естественная биологическая единица, всех членов которой связывает воедино участие в общем генофонде. Эволюция состоит в изменении частот генов, которое происходит вследствие 1) давления отбора, вызванного окружающей средой и взаимодействующими видами; 2) повторяющихся мутаций и 3) генетического дрейфа (стохастических или «случайных» изменений генетической структуры). Видообразование, или формирование нового вида и развитие видового разнообразия, происходит тогда, когда поток генов в пределах общего генофонда прерывается каким-либо изолирующим механизмом. Если изоляция возникает вследствие географического разделения популяций, происходящих от общего предка, то происходит *аллопатрическое* (разные районы происхождения) *видообразование*. Если изоляция осуществляется экологическими или генетическими средствами в пределах данной области, то можно говорить о *симпатрическом* (одинаковые районы происхождения) *видообразовании*. В настоящее время неясно, в какой степени видообразование представляет собой медленный, градуальный процесс (микроэволюция), или же это процесс периодических быстрых изменений (макроэволюция).

Объяснения

Биологическая эволюция, включающая дарвиновский естественный отбор и генные мутации на видовом уровне, широко признается учеными как факт, а не только как теория. Однако до сих пор нет единого мнения относительно ее механизмов. Особенно неясно, каковы относительные роли трех перечисленных механизмов: отбора, мутации и случайности — и какова роль отбора на

высших уровнях биологической организации (коэволюция и групповой отбор). Эти последние аспекты будут рассмотрены в разд 6 и 7.

Со времени Дарвина биологи в общем придерживались теории, что эволюционное изменение — это медленный, постепенный процесс, включающий множество мелких мутаций и непрерывный естественный отбор, который обеспечивает преимущество в конкуренции на уровне особи. Однако пробелы в палеонтологической летописи и неудачи попыток найти промежуточные формы («недостающие звенья») заставили многих палеонтологов допустить существование «прерывистого равновесия», как это назвали Гоулд и Элдридж (Gould, Eldredge, 1972, 1977). Согласно этой теории, на протяжении долгих периодов времени виды остаются неизменными в состоянии своего рода эволюционного равновесия. Время от времени это равновесие «прерывается», тогда небольшая популяция отделяется от родительского вида и быстро развивается в новый вид, при этом в палеонтологической летописи не остается промежуточных форм. Новый вид может настолько отличаться от родительского, что будет сосуществовать с ним, не вытесняя его, либо оба вида вымрут. Теория прерывистой эволюции не приписывает исключительной роли конкуренции на индивидуальном уровне как движущей силе процесса; однако до сих пор неясно, что может быть причиной внезапного разделения популяции, формирующего новую, генетически изолированную единицу. Дальнейшие сведения о макроэволюции как альтернативе микроэволюции содержатся в работах Гоулда (Gould, 1977), Ренсбергера (Rensberger, 1981, 1982) и Стенли (Stanley, 1979, 1981).

Виды, обитающие в разных географических областях или разделенные пространственными барьерами, называются аллопатрическими. Если виды обитают в одной и той же местности, то их называют симпатрическими. Аллопатрическое видообразование принято считать главным механизмом возникновения новых видов. Согласно этой традиционной точке зрения, две части какой-либо свободно скрещивающейся популяции становятся разделенными пространственно (как на острове или по обе стороны горного хребта). Со временем такие изоляты накапливают достаточно генетических различий, так что если они вновь придут в контакт, то уже не смогут обмениваться генами (скрещиваться) и будут сосуществовать как отдельные виды в разных нишах. Иногда эти различия могут усилиться за счет *смещения признаков*. Если ареалы двух близкородственных видов перекрываются, у них наблюдаются тенденция к дивергенции по одному или нескольким морфологическим, физиологическим или поведенческим признакам в зоне перекрывания и тенденция к конвергенции (остаться такими же или стать похожими друг на друга) в частях ареала, где каждый вид встречается поодиночке. Браун

и Уилсон (Brown, Wilson, 1956) приводят подробные объяснения и примеры явления смещения признаков.

Накапливается все больше данных о том, что для видообразования не обязательно необходима строгая географическая изоляция и что симпатрическое видообразование распространено и шире и играет более важную роль, чем полагали прежде. Внутри одной и той же географической области популяции могут стать генетически изолированными вследствие особенностей поведения и размножения, таких, как колонизация, ограниченное расселение стадий размножения, бесполое размножение, отбор, выедание хищниками и т. п. В локальных частях популяции со временем накапливается достаточно генетических различий, чтобы воспрепятствовать скрещиванию.

Примеры

Галапагосские вьюрки представляют собой классический пример аллопатрического видообразования (вследствие географической изоляции) с последующим смещением признаков. Этот случай был впервые описан Дарвином, который посетил Галапагосские острова во время своего знаменитого плавания на «Бигле». В условиях изоляции на разных островах от общего предка возникла целая группа видов; они претерпели столь сильную адаптивную радиацию, что при повторных заселениях различных островов заполняли самые разнообразные потенциальные ниши. Среди современных видов есть тонкоклювые насекомоядные, толстоклювые зерноядные, питающиеся на земле и на деревьях, крупные и мелкие вьюрки и даже один вьюрок, похожий на дятла, хотя он вряд ли выдержал бы конкуренцию с настоящим дятлом и может выжить лишь в отсутствие этих птиц (см. Lack, 1947). На рис. 8.12 показаны вариации размера клюва одного из галапагосских вьюрков в зависимости от того, обитает ли он на острове один или же вместе с двумя близкородственными видами на другом, более крупном острове. В этой ситуации (*Б* на рис. 8.12) происходит «смещение» размера клюва в направлении увеличения его толщины, так что он не перекрывается по размерам с клювами двух конкурентов. В результате конкуренция за пищу уменьшается, так как каждый из трех видов адаптирован к питанию семенами разной величины.

Засоленные марши Британских островов дают нам пример симпатрического видообразования в результате гибридизации и полиплоидии. Когда *Spartina alterniflora*, злак, произрастающий на засоленных маршах Америки, попал на Британские острова, он стал скрещиваться с местным видом *Spartina maritima*. Возник новый полиплоидный вид *Spartina townsendii*, который засе-

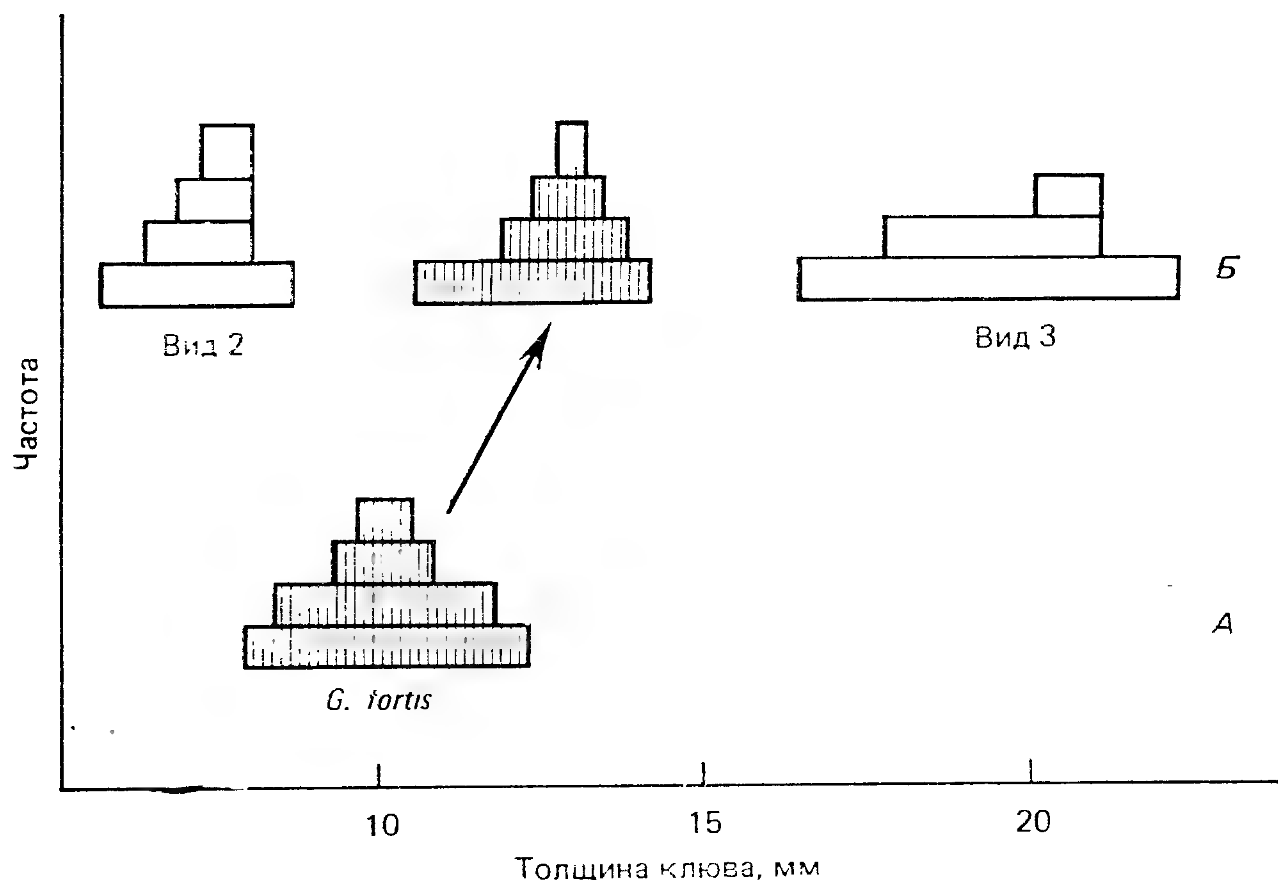


Рис. 8.12. Величина клюва у Дарвинова вьюрка *Geospiza fortis*, живущего на одном из Галапагосских островов в отсутствие конкурентов (*А*) и на других островах вместе с конкурентами — другими видами *Geospiza* (*Б*). Увеличение размеров клюва в присутствии конкурентов — пример смещения признаков. (Lack, 1947.)

лил теперь голые, прежде илистые отмели, где не росли местные виды.

Другой пример быстрого естественного отбора, вызванного вмешательством человека, — это так называемый «индустриальный меланизм»: возникновение темной окраски у бабочек в промышленных районах Англии, где стволы деревьев заметно потемнели от копоти, которая погубила лишайники, придававшие стволам светлый оттенок. Кеттлуэлл (Kettlewell, 1956) экспериментально показал, что темные бабочки лучше выживают на темных (закопченных) стволах, а светлые — на обычных; вероятно, это вызвано тем, что птицы выборочно истребляют особей, не имеющих покровительственной окраски. Этот пример, естественно, приводит нас к проблеме прямого, или целенаправленного, отбора, осуществляемого человеком.

Искусственный отбор: доместикация. Отбор, который производит человек с целью приспособить растения и животных к своим нуждам, называют искусственным отбором. Доместикация[1] растений и животных — это не только изменение генетики вида, так как при этом необходима взаимная адаптация одомашниваемого вида и доместикатора. Доместикация, следовательно, ведет к особой форме мутуализма. Будучи эгоцентричным, человек впа-

[1] Для искусственного отбора растений многие предпочитают термин «окультуривание». Здесь мы используем термин «доместикация» (одомашнивание) в общем смысле для растений и для животных. — *Прим. автора.*

дает в заблуждение и считает, что, одомашнивая другой организм путем искусственного отбора, он просто «покоряет» природу, приспособляя ее для наших целей. На самом же деле доместикация вызывает у человека такие же изменения (если не генетические, то, во всяком случае, экологические и социальные), как и у одомашненных видов. Поэтому человек в той же мере зависит от сельскохозяйственных растений, как и сельскохозяйственные растения зависят от нас. Общество, хозяйство которого зависит от кукурузы, развивается в культурном отношении совершенно поиному, нежели общество, занятое пастбищным скотоводством. Еще вопрос: кто у кого в рабстве? Этот же вопрос можно отнести к взаимоотношениям человека и его машин. Взаимоотношения человека с трактором, по-видимому, не слишком отличаются от взаимоотношений человека с лошадью; разница только в том, что трактор требует гораздо больше высококачественной энергии (горючего) и выделяет ядовитые отходы!

Хорошим примером взаимозависимости между одомашниваемым видом и доместикатором-человеком служит искусственный отбор зерновых — основа «зеленой революции». Повышение урожайности получено путем отбора на большее отношение зерна (или других съедобных частей) к поддерживающим тканям (листья, корни, стебли и т. д.), иными словами, повышению урожайности выше определенного уровня приносится в жертву адаптивная способность растения к самоподдержанию. Таким образом, высокоинбредные линии требуют мощных вкладов энергии, удобрений и пестицидов, что вызывает глубокие изменения в социальной, экономической и политической структуре общества. Для многих отсталых стран эти требования к социально-экономическому укладу и ресурсам являются наибольшим препятствием для использования высокоурожайных сортов, необходимых для повышения производства продуктов питания.

Некоторые из наиболее серьезных проблем, стоящих перед человеком, связаны с одомашненными растениями и животными, которые «вырвались из плена» (т. е. одичали) и, вернувшись в природу, превратились в настоящий бич. Одичавший организм отличается от своего дикого предка тем, что он перенес период искусственного отбора, приобретя некоторые новые свойства и утратив некоторые «дикие». Вернувшись к жизни в природе, одичавший организм вновь подпадает под действие естественного отбора, который благоприятствует свойствам, необходимым для самостоятельного выживания. Например, отбор работает против пятнистой или светлой окраски и крупных размеров домашних свиней, если они попадают в дикую природу. Поэтому одичавшие свиньи становятся более мелкими и темными. Сочетание искусственного и естественного отбора приводит к тому, что такие растения и животные процветают в частично измененных или

нарушенных местообитаниях. Например, одичавшие свиньи и козы могут произвести опустошительные разрушения растительности островов или районов, из которых изъяты крупные хищники.

Островная биогеография. Острова представляют собой природные лаборатории для изучения эволюции, зачаровывая биологов и экологов со времени посещения Дарвином Галапагосских островов. Сложная взаимосвязь изоляции, естественного отбора и ви-

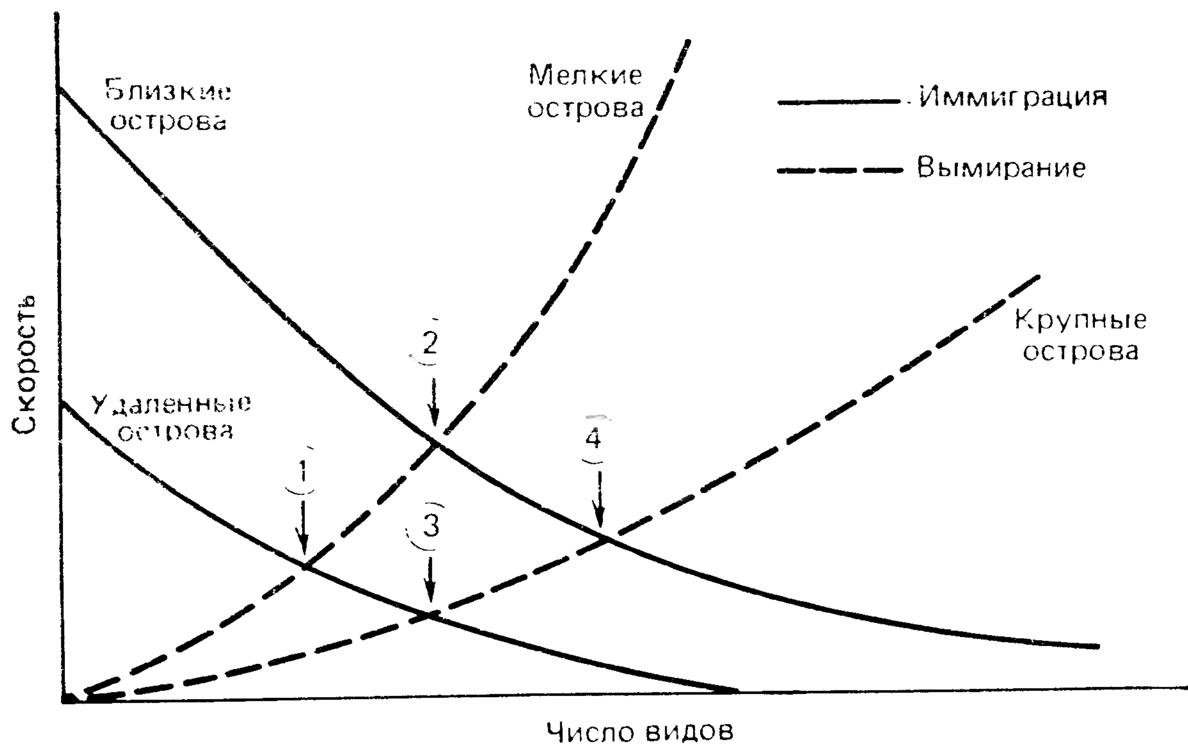


Рис. 8.13. Теория островной биогеографии. Число видов на острове определяется равновесием между скоростями иммиграции и вымирания. Показаны четыре точки равновесия, соответствующие разным комбинациям размеров острова и удаления его от материка. (MacArthur, Wilson, 1963.)

дообразования привлекает внимание и сейчас, особенно после того, как Мак-Артур и Уилсон (MacArthur, Wilson, 1963, 1967) опубликовали свою теорию островной биогеографии. В простейшей формулировке эта теория состоит в том, что число видов на острове определяется равновесием между иммиграцией новых видов и вымиранием уже существующих. Поскольку число видов увеличивается и уменьшается примерно логарифмически и поскольку скорости иммиграции и вымирания зависят от величины острова и расстояния до материка, служащего источником видов, общая модель равновесия может быть изображена графически так, как это сделано на рис. 8.13. Показаны четыре точки равновесия, соответствующие 1) небольшому удаленному острову, на котором предсказывается существование немногих видов; 2) большому, близкому к материку острову, который должен быть населен большим числом видов; 3) большому удаленному острову и 4) небольшому близкому острову, которые занимают промежуточное положение в отношении видового богатства. Теория равновесия была проверена Симберлоффом и Уилсоном (Simberloff, Wilson, 1969), которые уничтожили всех членистоногих (путем обработки инсектицидом) на одном из небольших мангровых

островов из группы Флорида-Кис и наблюдали реколонизацию. В обзоре Симберлоффа (Simberloff, 1974) содержатся более подробные сведения об островной биогеографии.

Уилсон и Уиллис (Wilson, Willis, 1975), Даймонд и Мей (Diamond, May, 1981) и другие исследователи предположили, что теория островной биогеографии дает основу для планирования резерватов, предназначенных для сохранения природного разнообразия и(или) находящихся под угрозой исчезновения видов. В соответствии с этой теорией один большой резерват предпочтительнее группы мелких равной площади. Если приходится разбивать небольшие парки, то они должны быть расположены близко друг от друга или должны быть соединены коридорами, облегчающими расселение животных. Резерват в форме круга, когда максимизируется отношение площади к периметру, предпочтительнее вытянутого резервата. Резерваты или парки, находящиеся внутри континентальных областей, редко бывают изолированы в такой степени, как океанические или прибрежные острова, поэтому неясно, применима ли к ним модель Мак-Артура—Уилсона. Некоторые другие проблемы, возникающие при применении островной теории к природным заповедникам, рассмотрены в работах Симберлоффа и Эбиля (Simberloff, Abele, 1976) и Кашлена (Kushlan, 1979).

5. Коэволюция

Определения

Коэволюция — это тип эволюции сообщества (т. е. эволюционных взаимодействий между организмами, при которых обмен генетической информацией между группами минимален или отсутствует), заключающийся во взаимных селективных взаимодействиях друг на друга двух больших групп организмов, находящихся в тесной экологической взаимозависимости, таких, как растения и травоядные, крупные организмы и их микроскопические симбионты, паразиты и их хозяева.

Объяснения

Теория коэволюции в том виде, в каком она принимается сейчас исследователями-эволюционистами, была сформулирована в общих чертах Эрлихом и Равеном (Ehrlich, Raven, 1965), которые использовали в качестве основы для этой теории свои исследования, проведенные на бабочках и растениях. Их гипотеза вкратце сводится к следующему: в результате случайных мутаций и рекомбинаций растения начинают синтезировать химические веще-

ства, которые не связаны непосредственно с основными метаболическими путями (или образуются в этих путях как побочные продукты метаболизма). Эти вещества не мешают нормальному росту и развитию, но некоторые из них случайно уменьшают съедобность растений для травоядных. Такие защищенные от насекомых-фитофагов растения попадают в известном смысле в новую адаптивную зону. Затем может последовать эволюционная радиация растений и то, что возникло как случайная мутация или рекомбинация, может при известном стечении обстоятельств стать признаком целого семейства или группы родственных семейств. Однако насекомые-фитофаги также способны эволюировать в ответ на возникшие физиологические препятствия, о чем свидетельствует широкое распространение устойчивых линий. В самом деле, создается впечатление, что реакция на побочные вещества растений и развитие устойчивости к инсектицидам тесно связаны друг с другом (Gordon, 1961). Если в популяции насекомых появляется такой мутант или рекомбинант, способный питаться на растениях, которые прежде были устойчивы к данному насекомому, то отбор вынесет эту линию в новую адаптивную зону, что даст ей возможность дивергировать в отсутствие других растительных конкурентов. Таким образом, не только разнообразие растений способствует увеличению разнообразия животных-фитофагов, но может оказаться верным и обратное. Иными словами, растения и фитофаги эволюируют совместно в том смысле, что эволюция каждого из них зависит от эволюции другого.

Для обозначения этого типа эволюции Пиментел (Pimentel, 1968) использовал выражение «генетическая обратная связь»; эта обратная связь приводит к гомеостазу популяции и сообщества внутри экосистемы.

Примеры

Многочисленные примеры коэволюции обсуждаются и анализируются в трудах симпозиума, опубликованных под редакцией Гильберта и Равена (Gilbert, Raven, eds, 1980). Один пример из этой книги наглядно показывает такую совместную эволюцию растений и животных.

Широко распространенные виды шмелей рода *Bombus* известны как важные опылители и диких растений, и таких культурных форм, как люцерна, клевер, бобы и черника. Хейнрих (Heinrich, 1979, 1980) исследовал энергетику взаимодействия цветков и шмелей. Он измерил продукцию нектара (количество доступного сахара в одном цветке), подсчитал число посещений цветков шмелями и скорость потребления нектара в зависимости от времени дня и температуры. Шмели в отличие от бабочек должны посещать цветки часто, чтобы получить энергетическую выгоду,

так как у них высок уровень метаболизма. Для привлечения этих необходимых опылителей и обеспечения выживания многие виды цветковых выработали определенную «стратегию»: они либо цветут одновременно, либо растут группами.

Как показал Колуэлл (Colwell, 1973), реципрокный естественный отбор не ограничивается двухвидовыми взаимодействиями. Он описал интересный случай, когда в тропическом субсообществе совместно эволюировали десять разных видов — четыре цветковых растения, три колибри, еще одна птица и два клеща. Коэволюция может захватывать больше одной связи в пищевой цепи. Например, Брауэр и др. (Brower et al., 1968) изучали бабочку-монарха (*Danaus plexippus*), которую, как хорошо известно, не едят позвоночные хищники. Они обнаружили, что эта бабочка может ассимилировать очень ядовитые гликозиды, содержащиеся в млечном соке растений, которыми она питается, обеспечивая себя таким образом очень эффективной защитой от птиц (защищенными оказываются не только гусеницы, но и взрослые бабочки). Таким образом, бабочка не только приобрела в процессе эволюции способность питаться растениями, не поедаемыми другими насекомыми, но и способность «использовать» яд растения для собственной защиты от хищников.

6. Эволюция кооперации и сложности; групповой отбор

Определения

Для того чтобы описать удивительное разнообразие и сложность биосферы, ученые вынуждены были постулировать, что естественный отбор действует вне видового уровня и вне коэволюции. В соответствии с этим *групповой отбор* — это естественный отбор в группах организмов, которые не обязательно тесно связаны в мутуалистических ассоциациях. Теоретически групповой отбор ведет к сохранению благоприятных для популяции и сообщества признаков, которые могут быть селективно невыгодны для их отдельных генетических носителей внутри популяций. Справедливо и обратное: групповой отбор элиминирует или поддерживает на уровне низких частот признаки, неблагоприятные для выживания вида, но селективно ценные внутри популяций. Групповой отбор включает выгоды, которые получает организм, совершенствуя организацию сообщества, необходимую для длительного существования самого организма.

Объяснения и примеры

«Борьба за существование» и «выживание наиболее приспособленных» (по Дарвину) вовсе не значит, что «человек человеку волк». Выживание во многих случаях основывается на кооперации, а не на конкуренции. С помощью эволюционной теории трудно объяснить, как возникают и генетически закрепляются кооперация и развитые мутуалистические отношения. Трудность состоит в том, что исходно взаимодействия почти всегда дают преимущество особям, действующим в собственных интересах, а не в интересах кооперации. Аксельрод и Гамильтон (Axelrod, Hamilton, 1981) проанализировали эволюцию кооперации и предложили модель, основанную на «игре в дилемму заключенного» (см. Rapoport, Chammah, 1970). Другая предпосылка модели — теория взаимности как расширение общепринятой, основанной на конкуренции генетической теории выживания наиболее приспособленных. В игре в дилемму заключенного два игрока решают, вступить им в кооперацию или нет в интересах ближайшей выгоды. При первой попытке решение играть в свою пользу и не кооперироваться обеспечивает наибольший выигрыш каждому игроку независимо от того, что делает партнер. Однако если оба решают играть каждый за себя, то каждый из них теряет больше, чем в случае, если бы они объединились. Если взаимодействие особей продолжается (т. е. продолжается «игра»), то при повторных попытках и оценке их преимуществ может возникнуть отбор на кооперацию. Выводы, сделанные на основе этой модели, и результаты компьютерного турнира показывают, как может возникнуть основанная на такой взаимности кооперация в асоциальной среде, как она развивается дальше и продолжает существовать, будучи полностью закрепленной. Способность высших животных распознавать особей повышает шансы установления взаимовыгодных отношений, а постоянный тесный контакт между многочисленными особями микроорганизмов или между микроорганизмами и растениями повышает вероятность обоюдовыгодных взаимодействий вроде тех, что развились в процессе эволюции азотфиксирующих бактерий и бобовых.

Аксельрод и Гамильтон показали также, что исходной вехой в эволюции кооперации даже неродственных особей может быть альтруизм — принесение в жертву приспособленности одной особи ради выгоды другой, — который встречается среди родственных особей (родители и потомство, например). Гены, определяющие этот признак, будучи однажды закрепленными отбором родичей (kin selection), могут обеспечить распространение кооперации среди все более дальних родственников.

Д. С. Уилсон (Wilson, 1975, 1977, 1980) следующим образом сформулировал представление о групповом отборе (см. с. 97 его

книги 1980 г.). «Обычно популяции эволюируют таким образом, чтобы стимулировать или придерживать другие популяции, от которых зависит их собственная приспособленность. В таком случае приспособленность организма на эволюционных промежутках времени в значительной степени отражает его собственное влияние на сообщество и реакцию сообщества на присутствие этого организма. Если эта реакция достаточно сильна, то длительно существовать будут только те организмы, которые положительно влияют на сообщество». Уилсон приводит аргументы, что групповой отбор облегчается отбором между «структурными демами» (тесно связанными генетическими подразделениями популяции). Он приводит также аналогию между парадоксом противоречия приспособленности особи и сообщества в биологическом сообществе и противоречием между частной выгодой и общественной пользой в обществе людей.

Так как напряженность отрицательных взаимоотношений хищник — жертва и паразит — хозяин со временем уменьшается (гл. 7, разд. 3), Джилпин (Gilpin, 1975) предположил, что в процессе группового отбора развиваются черты «предусмотрительности», удерживающие хищников и паразитов от чрезмерной эксплуатации своих жертв или хозяев. Левин и Пиментел (Levin, Pimentel, 1981) в качестве примера отбора на понижение вирулентности приводят историю интродукции возбудителя миксоматоза в Австралию для борьбы с ввезенными туда из Европы кроликами. Сразу после интродукции вирус убивал кролика в течение нескольких дней. Затем вирулентный штамм был вытеснен менее вирулентным, которому нужно было в два-три раза больше времени, чтобы убить хозяина, при этом комары, которые переносят возбудителя, получили возможность дольше питаться на инфицированном кролике. Так как авирулентные штаммы разрушали свой пищевой ресурс не так быстро, как вирулентные, то их становилось все больше и больше, и они распространялись шире. Таким образом, отбор между демами дал преимущество авирулентному штамму перед вирулентным, в противном случае и паразит, и хозяин должны были неизбежно вымереть.

Хотя само существование группового отбора вряд ли вызывает сомнения, степень его влияния на эволюцию остается весьма неясной. В числе других Саундерс и Хо (Saunders, Ho, 1976) утверждают, что сложность окружающего нас мира невозможно объяснить отбором только на видовом и организменном уровнях, поэтому главную роль в эволюции должен играть отбор на высших уровнях. Напротив, Уильямс (Williams, 1966) и Левин и Майр (Levin, Mayr, 1981), как и некоторые другие исследователи, считают, что все можно объяснить в рамках традиционного дарвиновского естественного отбора; отсюда вытекает, что вряд ли групповой отбор служит одним из основных механизмов эволюции.

Более подробные сведения о групповом отборе приведены в работах Уилсона (E. O. Wilson, 1973), Мэйнарда Смита (Maynard Smith, 1976) и Александера и Борджиа (Alexander, Borgia, 1978).

7. Применимость теории развития экосистемы и эволюции биосферы к экологии человека

Определения

Принципы развития экосистемы имеют важное отношение к взаимодействиям между человеком и природой, потому что тенденции развития природных систем, заключающиеся в повышении уровня структурированности и сложности на единицу потока энергии (стратегия максимальной сохранности), часто вступают в противоречие со стремлением человека получить максимум продукции (иными словами, получить наибольший возможный урожай). Осознание экологической основы этого конфликта между человеком и природой — первый шаг в установлении рациональной системы землепользования.

Объяснения

Основной конфликт между стратегиями человека и природы изображен на рис. 8.14 (и на рис. 8.2). Способ подразделения потока энергии на ранних стадиях развития экосистемы (30-дневный

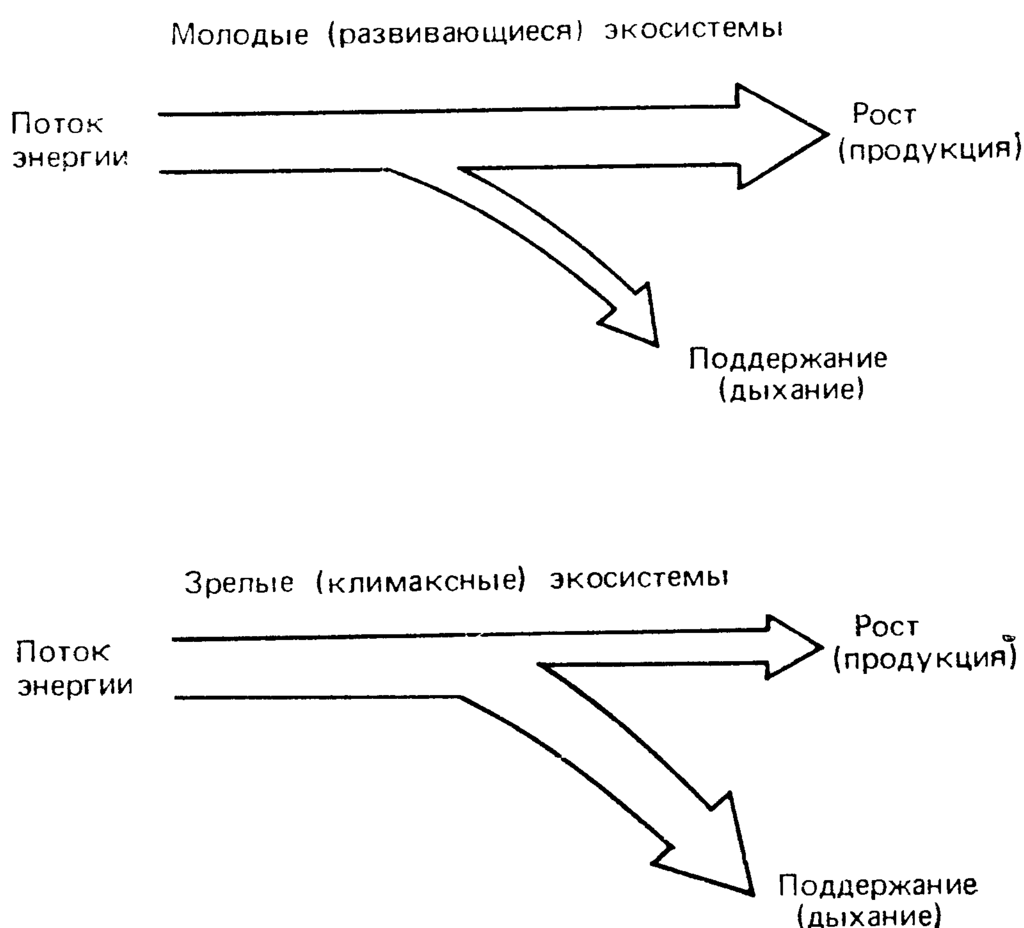


Рис. 8.14. Противоположные пути распределения энергии в развивающейся и зрелой системах.

микрокосм или 30-летний лес) иллюстрирует современные представления политических и экономических лидеров о том, как следует управлять природой. Например, цель современного сельского или интенсивного лесного хозяйства состоит в получении высоких урожаев легко убираемых продуктов, с тем чтобы доля урожая на корню, которая остается и накапливается в ландшафте, была как можно меньше; иными словами, хозяйство направлено на достижение высокого отношения P/B. Человек всегда старается получить как можно больше продукции с ландшафта, развивая и поддерживая экосистемы ранних стадий сукцессии, обычно монокультуры. Но ведь человеку нужны не только пища и одежда; ему необходимы также сбалансированная по CO_2 и O_2 атмосфера, мягкий климат, который обеспечивают океаны и зеленые массивы, чистая (т. е. непродуктивная) вода для бытовых, культурных и промышленных нужд. Многие необходимые для жизни ресурсы, не говоря уже о тех, которые необходимы для удовлетворения рекреационных и эстетических потребностей, лучше обеспечивают менее продуктивные ландшафты. Иными словами, ландшафт — это не только склад продовольствия и товаров, но еще и «ойкос» — дом, в котором мы должны жить. До последнего времени человечество принимало более или менее как должное, что природа обеспечивает ему газообмен, очистку воды, круговороты биогенных элементов и другие защитные функции самоподдерживающихся экосистем. Так было до тех пор, пока численность населения земного шара и вмешательство человека в окружающую среду не возросли до такой степени, что начали влиять на региональное и глобальное равновесие. Самый благоприятный для жизни ландшафт — это такой, в котором имеются разнообразные сельскохозяйственные угодья, леса, озера, реки, обочины дорог, болота, морские берега и места для переработки отходов, — иными словами, смесь сообществ разных экологических возрастов. Каждый из нас как индивидуум более или менее инстинктивно старается окружить свой дом защитным несъедобным покровом (деревья, кусты, травы), и в то же время мы стараемся выжать лишний бушель из хлебного поля. Пашня — это, конечно, хорошая вещь, но большинство из нас не согласилось бы жить на ней, а занять под пашни всю обширную поверхность биосферы было бы просто самоубийством. Мы лишились бы «несъедобного» буфера жизнеобеспечения, который жизненно необходим для стабильности биосферы, и открыли бы путь различным бедствиям от эпидемических заболеваний.

Поскольку одну и ту же систему невозможно оптимизировать по двум несовместимым критериям, вырисовываются два приемлемых решения дилеммы: либо мы должны все время искать какой-то компромисс между количеством урожая и качеством жизненного пространства, либо должны продумать такой план

расчленения ландшафта, при котором можно было бы на разных участках поддерживать высокопродуктивный и преимущественно протективный типы в качестве отдельных единиц, к которым применяется совершенно различная стратегия ведения хозяйства (стратегия при этом варьирует от, например, интенсивного сельского хозяйства с одной стороны, до сохранения совершенно нетронутой природы — с другой). Если теория развития экосистем состоятельна и применима при планировании, то стратегия многоцелевого использования, о которой мы столько слышим, осуществима только в рамках одного или обоих этих подходов, поскольку в большинстве случаев множество заложенных в проект целей противоречат друг другу. Например, плотины на больших реках часто расхваливают как источник многих благ, — это и производство электроэнергии, и контроль над наводнениями, и водопотребление, и рыболовство, и отдых и т. д. Но все эти цели на самом деле противоречат одна другой; так, если осуществлять контроль над наводнениями, то нужно спускать воду еще до сезона разлива, а это понижает выработку электроэнергии и служит помехой для рекреационного использования водохранилища. Можно, таким образом, максимизировать систему для одной цели (или, возможно, для немногих тесно сопряженных целей), поступившись остальными, или можно принять решение в пользу нескольких целей, т. е. пойти на компромисс. Теперь уместно проанализировать несколько примеров стратегий компромисса и расчленения.

Импульсная стабильность. Более или менее регулярные, но резкие физические возмущения, поступающие извне, могут поддерживать экосистему на некоторой промежуточной стадии развития, так сказать, в состоянии компромисса между молодостью и зрелостью. Хорошим примером этого служат так называемые «экосистемы с колеблющимся уровнем воды». Лиманы и литораль в общем поддерживаются на ранних относительно плодородных стадиях благодаря приливам, поставляющим энергию для быстрого круговорота биогенных элементов. Сходным образом пресноводные болота, например, в Национальном парке Эверглейдс во Флориде поддерживаются на ранней стадии сукцессии сезонными колебаниями уровня воды. Падение уровня воды в сухой сезон ускоряет аэробное разложение скопившегося органического вещества, в результате чего высвобождаются биогенные элементы, которые при паводковом затоплении поддерживают расцвет продуктивности. Жизненные циклы многих организмов тесно связаны с этой периодичностью, как, например, у лесного аиста (см. рис. 6.2). Стабилизация уровня воды в болотах парка Эверглейдс при помощи плотин, шлюзов и водохранилищ не сохраняет эти водоемы в их настоящем виде, а способствует их разрушению, как и при максимальном дренировании. Без периодического спуска воды и пожаров мелководные бассейны заполнились бы орга-

ническим материалом и произошла бы сукцессия от современного прудово-прерийного ландшафта к кустарникам или заболоченному лесу.

Вызывает удивление, что человеку так трудно оценить всю важность периодических изменений уровня воды в природной ситуации, такой, как в парке Эверглейдс, когда подобные изменения лежат в основе одного из наиболее древних способов производства пищи человеком. Периодическое заполнение и осушение прудов на протяжении многих веков было одним из обычных приемов в рыбоводстве как в Европе, так и на Востоке. Другой пример — затопление, осушение и аэрация почвы при выращивании риса. В этом смысле рисовое поле — культурный аналог природного болота или литоральной экосистемы.

Другой физический фактор, периодические воздействия которого имели жизненно важное значение на протяжении столетий, — это пожары. Как было описано в гл. 4, целые биоты, такие, как африканские степи и калифорнийский чапараль, адаптировались к периодическим пожарам, сформировав то, что экологи часто называют «пирогенным климаксом». На протяжении веков человек сознательно использовал пожары для поддержания таких климаксов или для возвращения сукцессии на какую-либо из желаемых стадий. Контролируемый пожарами лес дает меньший урожай древесины, чем интенсивные лесные хозяйства (где растут молодые деревья приблизительно одного возраста, расположенные рядами с коротким циклом воспроизведения), но он лучше защищает ландшафт, дает древесину более высокого качества и служит убежищем для птиц — объектов спортивной охоты (перепелов, диких индеек и т. п.), которые не выживают в условиях интенсивного лесного хозяйства. Таким образом, пирогенный климакс представляет собой пример компромисса между продуктивностью и простотой с одной стороны и защитой и разнообразием — с другой.

Импульсная стабильность срабатывает только в том случае, если сообщество в целом (т. е. не только растения, но и животные и микроорганизмы) адаптировано к некоторой определенной частоте и интенсивности возмущений. Адаптация (возникающая под действием отбора) требует времени, измеряемого в эволюционном масштабе. Большинство антропогенных физических стрессов слишком внезапны, слишком разрушительны или слишком аритмичны, чтобы к ним можно было адаптироваться; поэтому они приводят к сильным колебаниям, а не к стабильности. По крайней мере во многих случаях попытки приспособить естественно адаптированные экосистемы к хозяйственным нуждам, вероятно, дадут лучшие результаты, чем их полная переделка.

Перспективы ведения сельского хозяйства на основе детрита. Гетеротрофное использование первичной продукции в зрелых

экосистемах в значительной степени связано с потреблением разлагаемого детрита. Нет причин, по которым человек не мог бы интенсивнее использовать детритную пищевую цепь для получения пищи и других продуктов, сохраняя в то же время защитные функции экосистем. Такое решение вновь означало бы компромисс, так как «сиюминутный» урожай не может быть таким же большим, как при непосредственной эксплуатации пастбищной пищевой цепи. Однако у детритного сельского хозяйства имелись бы некоторые компенсирующие недобор урожая преимущества. Современное сельское хозяйство ориентировано на селекцию растений, быстрый рост и высокую пищевую ценность, что, конечно, делает их восприимчивыми к насекомым и болезням. Следовательно, чем интенсивнее мы ведем отбор на сочность и скорость роста, тем больше сил нам приходится затрачивать на химические средства борьбы с вредителями. Это в свою очередь увеличивает вероятность отравления полезных животных, не говоря уже о самом человеке.

Почему бы нам не практиковать также и обратную стратегию — отбор малосъедобных растений или растений, вырабатывающих в процессе роста собственные системные инсектициды с последующей переработкой чистой продукции в продукты питания путем микробиологического или химического обогащения на пищевых фабриках? Тогда мы могли бы направить биохимические исследования на изучение процессов обогащения, вместо того чтобы отравлять наше жизненное пространство химическими ядами. Производство силоса из малоценного корма путем ферментации служит примером такого рода процесса, уже широко используемого человеком. Другой пример — разведение детритоядных рыб на Востоке. Производство органики и сельское хозяйство с ограниченной вспашкой (гл. 2, разд. 7) — также шаги в этом направлении.

Блоковые модели землепользования. Анализируя вопрос о том, каким образом принципы развития экосистемы связаны с ландшафтом в целом, рассмотрим блоковые модели, изображенные на рис. 8.15. На верхней диаграмме изображены три типа окружающей среды, служащие системами жизнеобеспечения для четвертого блока, представляющего собой гетеротрофную систему промышленно-городского типа. Продуктивная «окружающая среда» человека представлена экосистемами на ранних стадиях сукцессии, такими, как посевы, пастбища, древесные плантации и интенсивно эксплуатируемые леса. Все эти экосистемы обеспечивают человека продуктами питания и волокном. Зрелые экосистемы, такие, как старые леса, климаксные степи и океаны, выполняют в большей степени защитную, чем продуктивную функцию. Они стабилизируют субстраты, служат буферами в круговоротах воздуха и воды, смягчают колебания температуры и другие физиче-

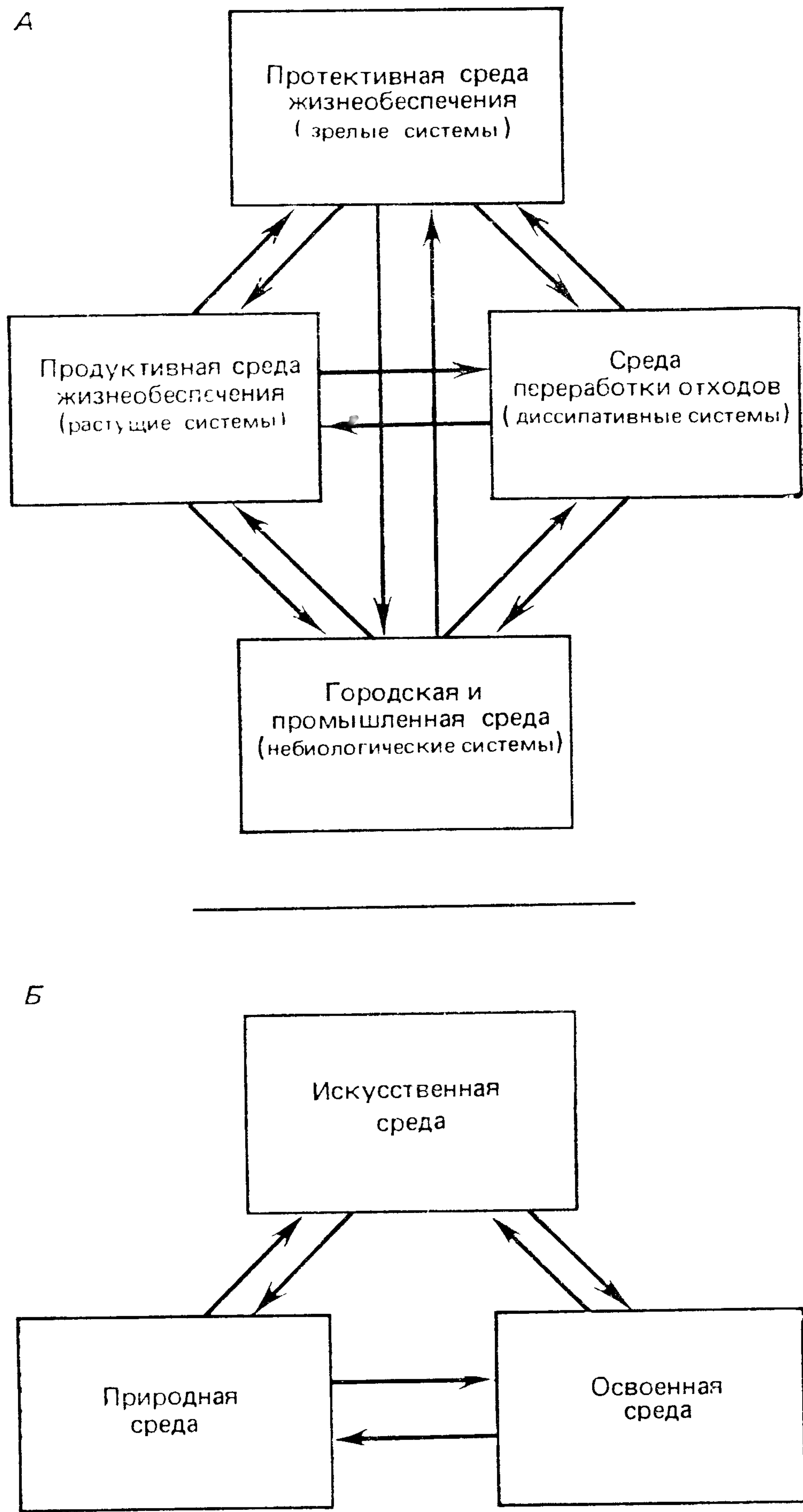


Рис. 8.15. Блоковые модели для планирования использования окружающей среды. *А*. Разделение в соответствии с теорией экосистемы. *Б*. Разделение с точки зрения ландшафтного архитектора и дизайнера. Объяснения см. в тексте.

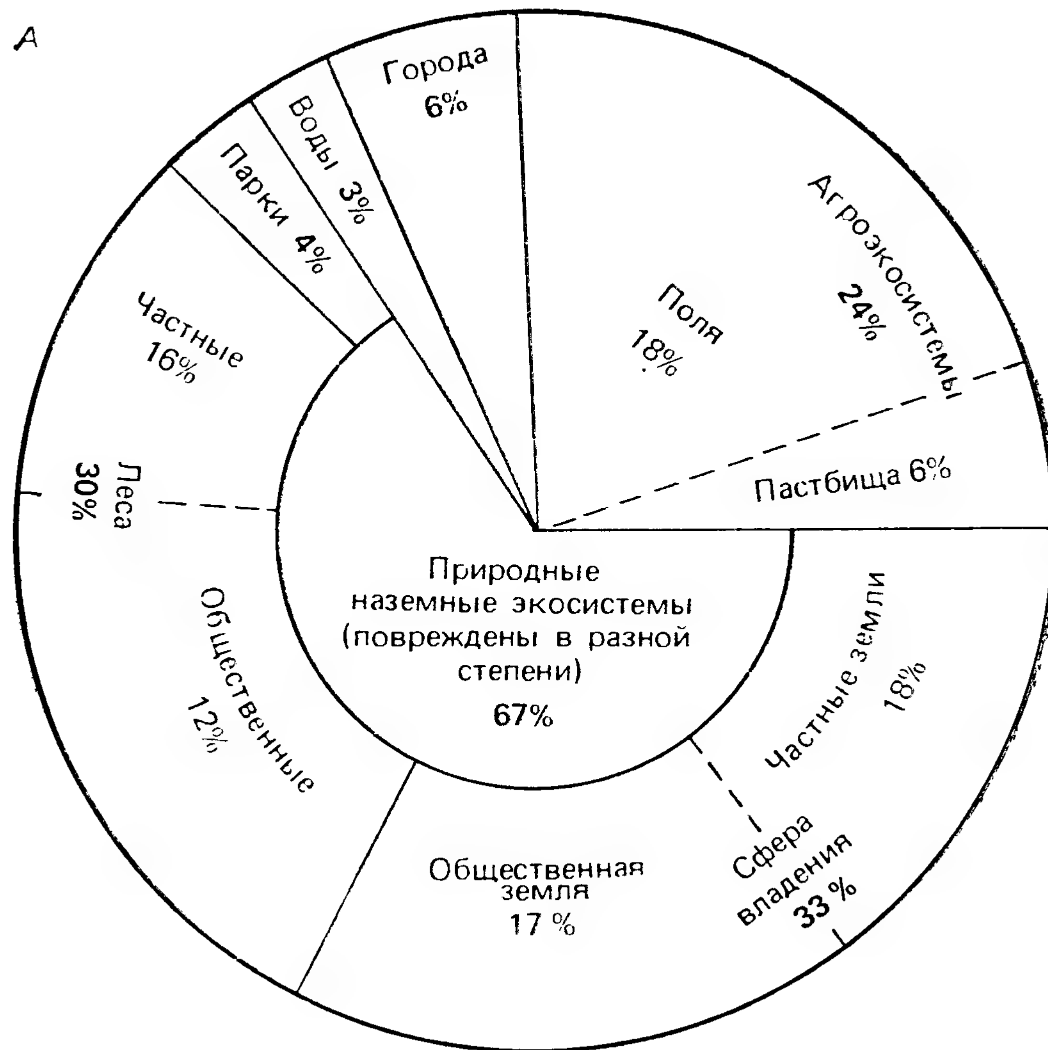
ские факторы и при этом часто дают полезные продукты. Третья категория естественных или полуестественных экосистем принимает на себя главную нагрузку по ассимиляции большого количества отходов, производимых городскими промышленными и сельскохозяйственными системами. Эти экосистемы представлены водными путями (континентальными и береговыми), болотами и другими местами, подвергающимися сильной нагрузке. Экосистемы этой произвольной категории находятся преимущественно на промежуточных, эвтрофицированных или задержанных стадиях

развития сукцессии. Все они непрерывно взаимодействуют, будучи объединены друг с другом входами и выходами (на рисунке показаны стрелками).

Подразделение ландшафта на три компонента окружающей среды — «природный», «освоенный» и «искусственный», как это традиционно делается в ландшафтной архитектуре (рис. 8.15, *Б*),— открывает другой удобный подход к изучению потребностей и взаимосвязей нашего хозяйства.

Хотя урбанизированная, или искусственная, среда «паразитирует» на среде жизнеобеспечения (природной и «одомашненной»), получая биологическую продукцию для своих нужд, она создает и экспортирует другие, преимущественно небиологические ресурсы. Это удобрения, капитал, произведенная энергия и товары, которые могут быть как полезными, так и опасными для биологической среды. Можно было бы сделать значительно больше для увеличения полезных субсидий и снижения стрессовых воздействий на выходе с этой заряженной энергией и плотно населенной «горячей точки», и отныне это должно стать главной целью человечества. Неизвестно, может ли соответствующая технология заменить в глобальном масштабе блага, предоставляемые биотическим комплексом жизнеобеспечения, и услуги, выполняемые природными экосистемами (вспомните обсуждение автономного космического корабля в гл. 2, разд. 7).

Прежде чем рассматривать перспективный план землепользования, или «систематизированного развития», вместо существующего, которое ведется от случая к случаю, преимущественно ради «сиюминутных» политических и экономических выгод, определяющих пользование землей и водой (см. Watt, 1977, гл. 2, для сравнения случайного и систематизированного развития), остановимся вкратце на подразделении, или расчленении, окружающей среды в США в 1980 г. Около 24% площади суши (рис. 8.16, *А*) составляют агроэкосистемы и 6% — городские промышленные системы (включая транспортную сеть). Оставшиеся примерно 70% — это природные экосистемы, которые в разной степени подвержены выпасу, заготовкам древесины, использованию в качестве рекреационной зоны и загрязнению. 4% входит в состав национальных парков или парков штатов, убежищ дикой природы и диких животных. Эти 4% лучше всего защищены от антропогенных нарушений, хотя некоторые из них контролируются, с тем чтобы сохранить определенную растительность, виды диких животных или их научную ценность. Общественные леса и открытые пространства (степи и пустыни) составляют около 30% поверхности 48 штатов (кроме Аляски и Гавайев). Предполагается, что здесь хозяйство ведется так, чтобы сохранялось устойчивое состояние растительных структур и чтобы собираемый урожай и выпас уравновешивались компенсирующим приростом. Однако перед ли-



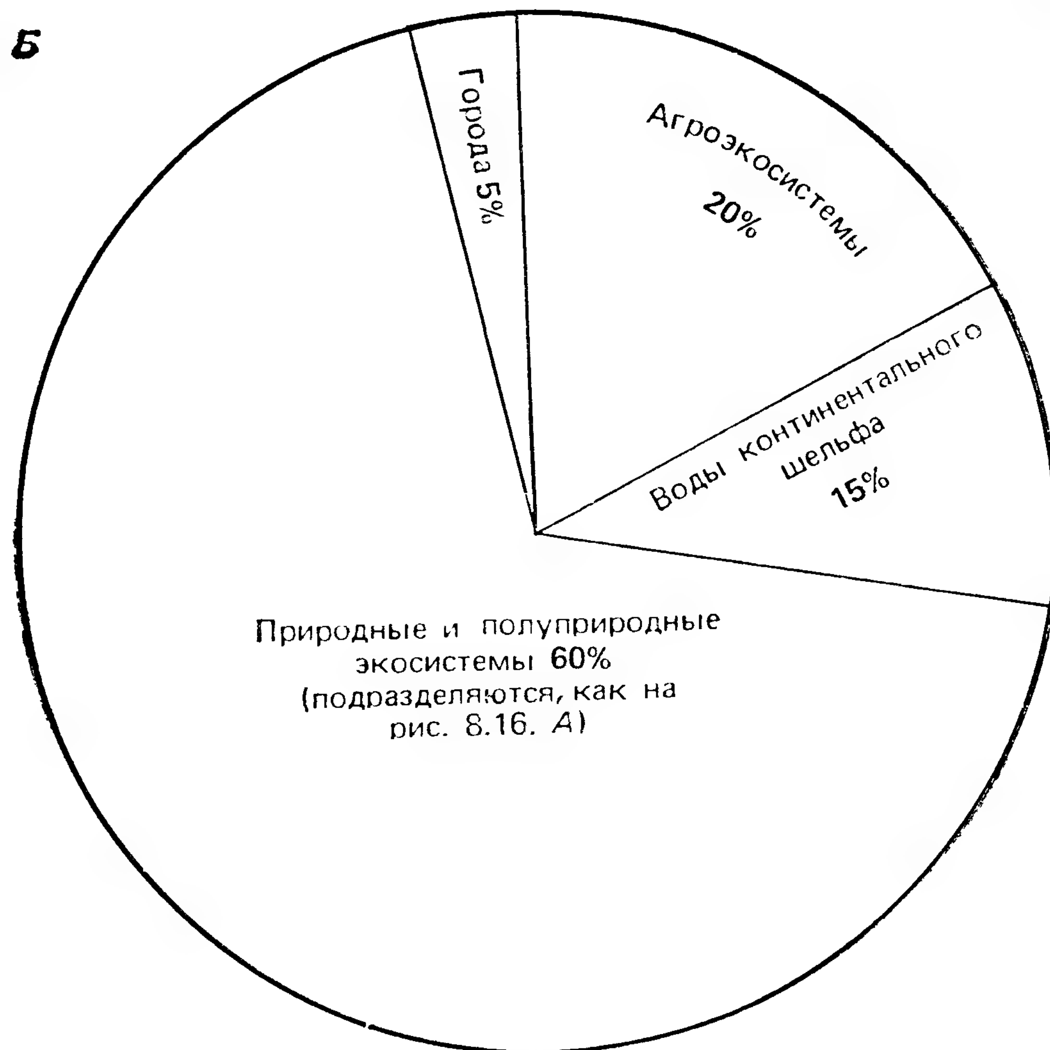


Рис. 8.16. Землепользование в США в 1980 г. *А*. Земельная площадь континентальной части США. *Б*. Площадь с включением вод над континентальным шельфом.

цом растущей численности и запросов населения становится все труднее следовать этой национальной политике.

Воды океана над континентальным шельфом функционируют как большие системы ассимиляции отходов и смягчения климата. Они служат также источником пищи, поэтому представляют собой существенную часть системы жизнеобеспечения прилежащих континентальных районов. Если воды над шельфом включить в общую схему (рис. 8.16, *Б*), то получим, что 75% поверхности США находится в природном или полуприродном состоянии (в разных случаях под воздействиями разной силы) и 25% составляют городские и сельскохозяйственные системы.

Прежде чем делать вывод, что соотношение от 3 : 1 до 5 : 1, характеризующее доли природной и окультуренной среды, указывает на достаточное (по-видимому, более чем достаточное) развитие среды жизнеобеспечения, подумаем о следующих трех ограничениях:

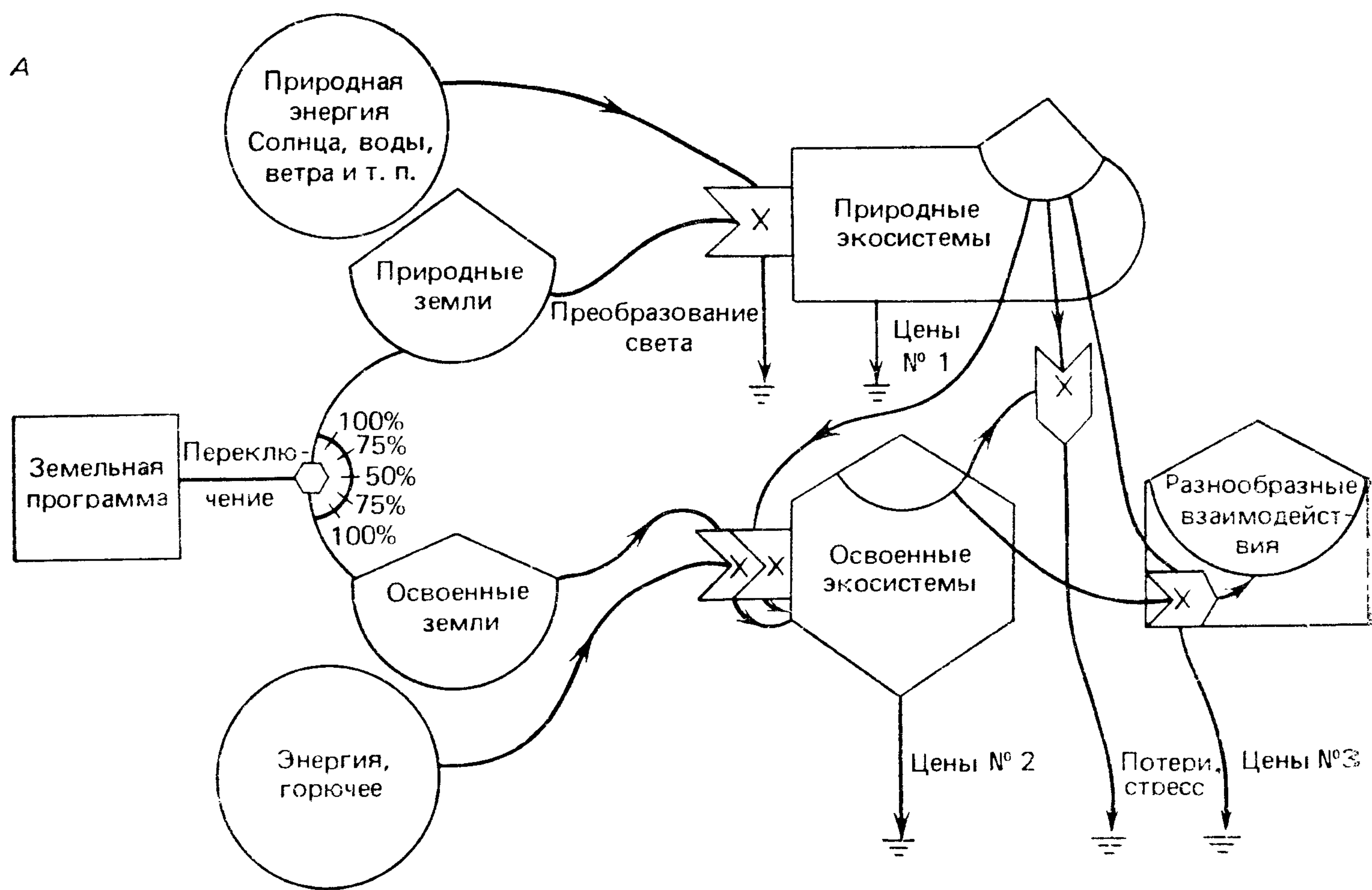
1. Поскольку уровень мощности городских промышленных систем примерно в 100 раз выше уровня в любой природной экосистеме (см. табл. 3.18), для рассеяния неупорядоченности на выходе городской системы малой площади нужна очень большая площадь природной системы, которая, как уже отмечалось, должна обладать определенной диссипативной емкостью, чтобы могли развиваться и поддерживаться высокоорганизованные структуры.

2. Жизнеобеспечивающая способность природной среды может меняться на несколько порядков в зависимости от ее продуктивности (рабочего потенциала) и степени уже действующего стресса. Так, 1 га пустыни никогда не может быть столь же эффективным, как 1 га плодородного прибрежного болота, а уже сильно загрязненное озеро имеет очень немного дополнительной возможности для жизнеобеспечения.

3. Страны с высокой плотностью населения и развитой промышленностью, такие, как Япония и многие европейские страны, зависят в обеспечении необходимого притока энергии, материалов, продуктов питания и общих благ и услуг от обширных пространств вне собственной территории. Эти потребности в окружающей среде на входе Боргстром (Borgstrom, 1969) назвал «акрами-приведениями». Он подсчитал, что в Японии только для обеспечения населения страны одной пищей на каждый акр сельскохозяйственных угодий в пределах государства требуется 5 акров моря и суши вне страны. Примерно так же высоко отношение акров-привидений к акрам внутри страны в Бельгии, Голландии и повсюду в Европе. США, напротив, не только сами кормят себя, но и экспортируют продукты питания, обеспечивая тем самым акрами-привидениями другие страны, которые не в состоянии прокормиться сами. Следовательно, нельзя сравнивать схемы землепользования и соответствующие им коэффициенты в малых,

плотно населенных странах с такими же показателями в больших странах с низкой плотностью населения, если не учитывать внешние площади жизнеобеспечения, в которых нуждаются страны первой категории. Если включить в рассмотрение эти площади, то отношение площади жизнеобеспечения к площади городов и промышленных районов окажется во всех случаях высоким.

Все это делает крайне трудным объективное определение того, как много природной среды нужно сохранить в пределах каждой данной политической единицы (штата или страны), чтобы обеспечить заданный уровень развития человеческого общества. Один подход, предложенный Одумом и Одумом (Odum, Odum, 1972), состоит в построении такой модели землепользования, в которой можно было бы менять соотношение природных и окультуренных земель, как показано на рис. 8.17. Если все входы и выходы компонентов модели количественно оценить в единицах энергии, то разные варианты планирования землепользования можно проигрывать на цифровой или аналоговой машине. «Природные земли» определяются в такой модели как часть ландшафта, которая сама себя обеспечивает и для поддержания себя нуждается лишь в минимальном вмешательстве человека. В функциональном отношении «природная среда» — это такая часть системы жизнеобеспечения человека, которая работает без включения на вход человеческой энергетики или экономики. На рис. 8.17 показаны кривые, характеризующие (в величинах чистой энергии) одно из решений такой модели. Если площадь обрабатываемой и застроенной земли превышает 40%, то, как только возможности природного жизнеобеспечения оказываются не в состоянии удовлетворить потребности интенсивного городского и сельскохозяйственного развития, стоимость всего ландшафта резко падает. В этой ситуации пропорционально уменьшился оборот (гл. 3, разд. 8, см., в частности, рис. 3.20). По словам Одума и Одума, «даже простейшие модели ясно показывают, что высокоэнергетические системы, такие, как города, нуждаются в обильном природном жизнеобеспечении. Если для обеспечения необходимых входов от природы не сохраняются большие пространства природной среды, то качество жизни в городе снижается, и этот город не может больше экономически конкурировать с другими городами, где имеются мощные входы системы жизнеобеспечения. Часто именно это, а не энергия сама по себе становится лимитирующим фактором. При этом некоторые основные природные ресурсы нуждаются в высоком уровне потока энергии для своего поддержания. Непрерывный городской, промышленный и(или) сельскохозяйственный рост во многих частях США (и мира в целом) будет зависеть от создания новых водных ресурсов (опреснение морской воды, выкачивание подземных вод или использование удаленных источников). Все это требует больших энергетических затрат. Ес-



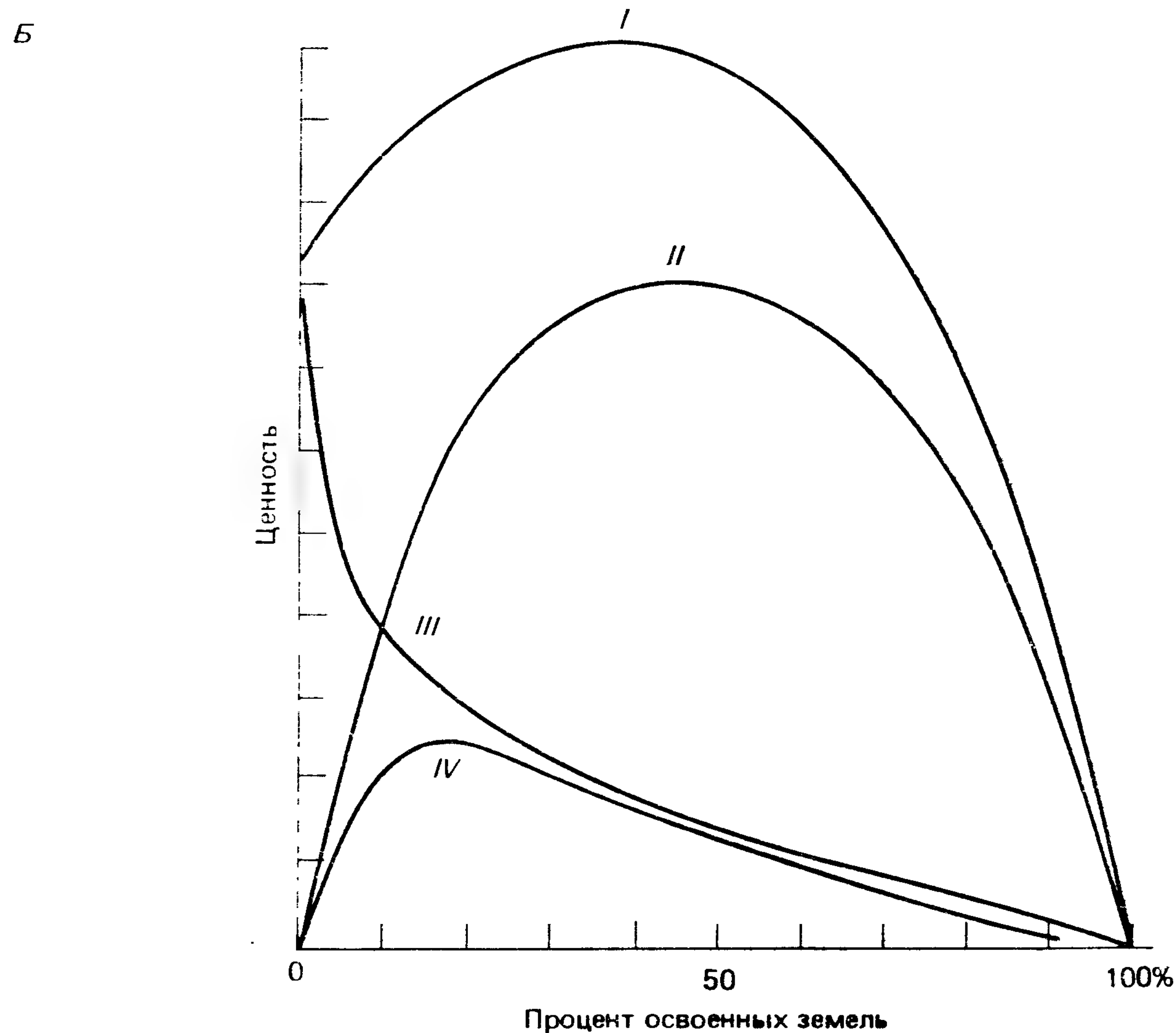


Рис. 8.17. *А*. Модель земельного хозяйства, допускающая изменение соотношения природных и освоенных земель для определения оптимального с точки зрения среды в целом их баланса. *Б*. Характеристические кривые, основанные на данных, полученных с помощью модели для гипотетического региона с экстенсивным развитием городов. (Odum, Odum, 1972.) *I* — общая стоимость; *II* — стоимость освоенных земель; *III* — стоимость природы; *IV* — стоимость взаимодействия.

ли создавать такие источники, то энергетическая цена города возрастет настолько, что он не сможет более конкурировать с теми городами, которые не оплачивают столь большие энергетические затраты. Складывается грустная ситуация, когда город перерос свои средства и не может больше оплачивать свое существование. Эти города занимают деньги или требуют федеральные дотации, чтобы расти еще больше и соответственно предъявлять еще большие требования к системам жизнеобеспечения, тогда как им следовало бы направлять все больше энергии на сохранение качества и эффективности уже освоенной окружающей среды и на уменьшение нагрузки на жизненно важную поддерживающую часть окружающей среды».

Определение оптимального соотношения разных типов ландшафта — это, конечно же, самый первый и простой шаг в разумном планировании. В такой же мере для достижения нужного взаимодействия важна пространственная структура, т. е. размещение энергетических станций, промышленных районов, сельскохозяйственных угодий и участков природы. Иными словами, если электростанции, аэропорты и промышленные предприятия окружены зелеными поясами естественных природных участков, то буферная емкость этих участков оказывается более эффективной, чем если эти же самые площади природных зон расположены в удалении. Огромное значение приобретают социальные проблемы, такие, как неравенство, экономическое положение и социальная справедливость, особенно если плотность населения велика и промышленность интенсивно развита. Последствия выбранного варианта планирования нужно определять не только в целом (на душу населения), но и по отношению к разным социальным, расовым и экономическим группам, воздействие на каждую из которых данного варианта плана может быть очень различным. Так, скоростная дорога, проектируемая на благо местному хозяйству, в долговременном аспекте может оказаться чистым убытком, если она будет отрицательно воздействовать на соседние жилые районы. Наряду с планируемой экономической выгодой необходимо учитывать и стоимость разрушения общественной структуры.

Моих учеников, моих коллег и меня самого несколько раз просили построить холистические модели для принятия решения относительно строительства сверхскоростных дорог. В одном случае нужно было выбрать между альтернативными трассами, в другом — отказаться от строительства пригородной дороги через одно из населенных предместий Атланты, в третьем — изменить направление скоростной дороги с интенсивным движением, чтобы снизить ее отрицательное воздействие на природные участки, обладавшие рекреационной и эстетической ценностью и важные для жизнеобеспечения. В каждом случае все доступные величи-

ны — экономические, экологические, социальные и т. п. — были даны в числовом масштабе общих единиц измерения и взвешивались в соответствии с лучшими из имевшихся экспертных оценок (см. E. P. Odum et al., 1976). В каждом случае попыткам оценить тотальный вред противопоставлялись деловые и прочие частные интересы, но когда «все карты были раскрыты», оказалось довольно просто согласовать эти интересы в соответствии с решением, выданным холистической моделью. Редакционная статья одной из газет выразила это так: «Это единственный путь к согласию на благо целого, которое может быть достигнуто в условиях демократии».

Если вернуться к структуре землепользования в США, которая показана на рис. 8.16, то в свете уже обсуждавшихся теоретических соображений представляется вполне приемлемым отношение $^1/_3$ освоенной территории : $^2/_3$ природной среды. Для страны в целом можно сказать, что американцам повезло в обладании таким обилием природных благ и услуг. Однако большая часть США аридна и не обладает такой поддерживающей способностью, как хорошо увлажненные районы. Об этом свидетельствуют острый недостаток воды и увеличение ее цены в большинстве Западных штатов. Таким образом, в США никоим образом нет излишков площади жизнеобеспечения, и американцам следует заботиться о постоянной защите существующей природной среды, о ее качестве и емкости. Кроме того, увеличивающееся распространение кислых дождей, смога и других загрязнений говорит о том, что уже исчерпана емкость некоторых регионов, таких, как Южная Флорида, Южная Калифорния, промышленное Северо-Восточное побережье и индустриальный район Великих озер.

Всеобъемлющее планирование с учетом перспективы экологического и эволюционного развития. Некоторые новаторские подходы к конструированию ландшафта, базирующиеся на холистических экологических принципах, будут проиллюстрированы тремя примерами.

Прекрасно иллюстрированная книга Мак-Харга (McHarg, 1969) «Конструируем с природой» стала классической и вдохновила много попыток проектирования, согласованного с природными особенностями ландшафта. Впервые в одной книге в доступной форме приведены факты в пользу целостного планирования землепользования как альтернативы неконтролируемого развития. Перефразируя Мак-Харга, можно сказать, что неконтролируемое развитие, распространяясь широко, уничтожает ландшафт вследствие перенаселения и загрязнения; оно необратимо разрушает все красивое и памятное независимо от того, насколько хорошо спланированы отдельные дома или участки территорий. В табл. 8.3 сравниваются последствия бесланового землепользования с плановым развитием городского района, предложенным

15 Заказ № 1483

Мак-Харгом. В этом районе предусмотрен рост населения от 20 000 до 100 000 жителей. При разумном планировании развития жилых и прочих массивов треть всей площади, включающая холмы и все речные долины, остается в виде свободного пространства. Желательно также строить промышленные предприятия посреди обширных зон, предназначенных для переработки отходов, где расположены пруды и другие полуестественные системы третичной обработки, которая была бы эффективной и недорогой (рис. 7.23,*Б*). Очень удачный «новый город», в котором сочетается все лучшее из промышленного развития с типом устройства открытых пространств, показанным в табл. 8.3, — это Колумбия в шт. Мэриленд. Этот город — итог размышлений мастера планирования Джеймса Роуза. Роуз начал с проектирования и строительства закрытых торговых рядов, но скоро стал с энтузиазмом заниматься новаторскими проектами более широкого масштаба, включая реконструкцию внутренних городских районов, и новыми городами. В ходе этой работы Роуз и его сотрудники стали очень пылкими, но практичными консервационистами[1]. Колумбия в Мэриленде занимает площадь в 22 квадратные мили (примерно величиной с Манхэттен), здесь живет 60 000 человек, из них 30 000 работает в городе. В городе имеется пять автономных центров (вместо одного), каждый из которых включает в себя три-четыре жилых массива со смешанной застройкой, где есть высоко- и малодоходные дома. Треть города — постоянное, не подлежащее застройке «открытое пространство», состоящее из речных долин, старых лесных массивов и других живописных мест. Этот город — целиком частное предприятие, была выдана всего лишь одна небольшая правительственная субсидия для строительства дешевых домов. Колумбия Ассошиэйшн, ведущая коммунальное хозяйство, содержит в своем штате эколога, наблюдающего за растительностью, реками, озерами, дорогами и дикими животными и птицами, в том числе за сипухами, которые живут в старых постройках, превращенных в склады или подсобные помещения в местах отдыха. Сохранение открытых пространств стоит меньше 10 000 долларов в год, поскольку сенокос и другие дорогостоящие мероприятия по поддержанию среды проводятся только в местах, где расположены игровые площадки[2].

Третий пример новаторских размышлений об использовании окружающей среды дает небольшая книга под названием «План завтрашней Калифорнии», изданная Альфредом Хеллером (Heller, 1972). В этом отчете, составленном группой авторов по данным

---

[1] Очерк о Джеймсе Роузе напечатан в журнале «Таймс» от 24 августа 1981 г. (т. 118, № 8, с. 42—53); на обложке журнала помещен его портрет.

[2] Письмо от 24 июля 1981 г. от эколога Колумбия Ассошиэйшн Чарлза Роудхеймела.

Таблица 8.3. Сравнение бесланового (бесконтрольного) и планового (оптимального землепользования) развития быстро растущего городского района с пригородами[1]

	1970 г., 20 000 жителей	В 2000 г. планируется 110 000 жителей	
		Бесплановое развитие	Оптимальное использование земель
Застроенный район	5 200 га	15 200 га	12 000 га
Освоенная площадь			
Жилые дома	3 000	10 400	8 520
Торговые предприятия	200	280	252
Промышленные предприятия	28	120	28
Учреждения	1 000	2 200	1 200
Дороги	1 000	2 200	2 000
Свободное пространство («неосвоенное пространство»)	12 800	2 800[2]	6 000
Зоны переработки отходов	0	0	400[3]
Парки для отдыха	200	8 00	2 000
Сельское и лесное хозяйство	4 600	0	800[4]
Нетронутая природа	8 000	2 000	2 800[5]
Общая площадь	18 000	18 000	18 000
Свободное пространство, %	71	16	33

[1] Данные взяты из плана городского развития Мэриленда, подготовленного фирмой «Уоллес—Мак-Харг», 2121 Уолнут-Стрит, Филадельфия; дополнено новыми концепциями Ю. П. Одума о свободном пространстве.

[2] При бесплановом развитии и при населении в 150 000 человек свободное пространство свелось бы к нулю!

[3] Земли, примыкающие к промышленным и городским предприятиям по переработке отходов или обезвреживанию их. На этих предприятиях очистные пруды и другие устройства по снижению загрязнений могут быть использованы для эффективной и дешевой третичной обработки всех отходов.

[4] Сюда можно включить не только овощные хозяйства, но и показательные фермы и леса в качестве учебных лабораторий для школ и колледжей.

[5] Включая все крутые склоны, овраги, речные долины, болота и озера (по состоянию на 1963 г.), а также участки спелого леса и сельскохозяйственные угодья, восстановленные до первоначального естественного состояния.

разных групп специалистов, предлагается установить законодательно комиссию штата для разработки плана землепользования, который должен быть представлен для общественного обсуждения с внесением необходимых поправок. Цель работы — выявление и охрана природной среды жизнеобеспечения, для того чтобы сохранить качество жизни в городах и регулировать, насколько это возможно, способы и интенсивность эксплуатации среды, не превышая ее несущую емкость. Уникальная идея проекта состоит в том, чтобы поселения устраивались в стороне от больших резерватов нетронутых земель. Решения об использовании этих земель должны быть отложены на будущее, что обеспечивает гибкость в случае возникновения в будущем непредвиденных обстоятельств. В отчете Хеллера отмечается, что ни один подобный

план не может быть реализован до тех пор, пока на смену существующему фрагментарному бюрократическому контролю со стороны дюжин комиссий городов и округов не придет координированное региональное управление землепользованием. И если общий контроль над использованием окружающей среды перейдет на региональный уровень или к штату, то контроль над жилищным строительством и другими подобными структурами должен оставаться в руках местных властей, что обеспечит личную свободу принятия решений о локальном использовании частной собственности, работе школ, жилищном строительстве, деятельности гражданских обществ и т. д.

Некоторые соображения об интеграции экологических и экономических предприятий. При наличии сильного общественного мнения можно, вероятно, преодолеть политические трудности, но экономические соображения остаются главным препятствием для любого рода разумного планирования с целью долговременного использования окружающей среды. Эта проблема возникает из-за резкого несовпадения рыночных и нерыночных ценностей. Независимо от политической системы в разных странах промышленные товары и услуги, такие, как автомобили или электроэнергия, оцениваются очень высоко, тогда как не менее важные для жизни блага и услуги природного происхождения вроде очистки воды и воздуха и их возобновления остаются обычно вне экономической системы и обладают очень низкой денежной стоимостью или не обладают ею вовсе (следовательно, соответствуют «нерыночным» ценностям). Причины этого различия иллюстрируются оценкой общей стоимости одного из эстуариев, как показано на рис. 3.23, *А*. Лестер Браун так комментирует это в обзоре о «глобальных экономических перспективах» (Brown, 1978): «Экономисты не приучены думать о роли биологических систем в экономике, еще меньше они думают о состоянии этих систем. Стол экономиста может быть завален ссылками на последние данные о состоянии здоровья экономики, но экономист на самом деле редко бывает озабочен состоянием здоровья главных биологических систем Земли. Отсутствие экологической осведомленности вносит свой вклад в недостатки экономического анализа и формирование политики».

Браун выбрал в качестве фундамента глобальной экономики четыре биологические системы — водоемы, леса, степи и сельскохозяйственные угодья. Продолжая свой комментарий, он пишет: «Здоровье экономики не может быть отделено от здоровья биологических систем. При развитии глобальной экономики возрастает давление на биологические системы Земли. На обширных пространствах всего мира требования человека к этим системам достигли уже невыносимого уровня, той точки, где их продуктивность нарушается. Когда это происходит, то рыболовство тер-

пит крах, леса исчезают, степи превращаются в голые пустыни, и сельское хозяйство разрушается, падает качество воздуха, воды и других ресурсов жизнеобеспечения».

Проект Брауна для «Построения устойчивого общества» (Brown, 1981) призывает к систематическому, опирающемуся на поддержку правительства глобальному сохранению ресурсов, которое состоит в том, что ресурсы следует расходовать экономнее, с большей эффективностью, всячески расширяя их повторное использование. Резко контрастирует этому сетование Саймона (Simon, 1981), что люди вроде Брауна продлевают «миф» о нарастающем оскудении ресурсов. Саймон принижает роль биологических факторов и утверждает, что «запасы природных ресурсов бесконечны в любом экономическом смысле» и что «нет оснований полагать, что когда-либо иссякнет человеческая изобретательность и предприимчивость, поэтому мы всегда сможем решить проблемы, связанные с грядущими дефицитами ресурсов, используя различные открытия, и после некоторого периода адаптации станем еще сильнее, чем до возникновения этих проблем». Этой крайней точки зрения придерживаются очень немногие исследователи. Кеннет Боулдинг (Boulding, 1982) написал резкую статью по поводу книг Брауна и Саймона, которую не лишне прочесть.

Большинство экономистов придерживаются мнения, что рынок начинает давать сбои, когда он сталкивается с распределением многих природных ресурсов. В экономической литературе отмечено, что недостатки в работе рынка происходят тогда, когда общество считает некоторые ценности более или менее желательными, чем это обозначается рыночными ценами. Бейтор (Bator, 1958), исходя из «теории распределения», определяет несостоятельность рынка как «неспособность более или менее идеализированной системы институтов цены — продажи поддерживать «желательную» активность и приостанавливать «нежелательную» активность» (это относится, конечно, к обществу в целом). По традиционному мнению экономистов, вторжение политики в рыночную сферу требуется для защиты человеческих ценностей и для распределения недостаточных ресурсов или ресурсов, которым нет замены (например, земли и воды). Показательны три примера из прошлого: 1) законодательное запрещение потогонной системы производства, которая была предпочтительнее с промышленной точки зрения, но нежелательна с общественной; 2) установление зон землепользования, которое ограничило землепользование в общественных интересах; 3) установление системы национальных парков, при которой земля либо изымалась из сферы действия рынка, либо никогда не предназначалась для этого. Экономисты подчеркивают, кроме того, что люди не должны только потреблять или использовать ресурсы, но должны также создавать новые ресурсы, чтобы не быть полностью ограни-

ченными имеющимися ресурсами природы (Straffa, 1973). Это утверждение, несомненно, верно относительно некоторых природных ресурсов и услуг, однако основные ресурсы жизнеобеспечения мы не можем создать искусственно.

Проведенный через конгресс США Национальный акт об охране окружающей среды во многих отношениях стал первой попыткой подвести в национальном масштабе правовую основу под распространение системы ценностей на природную среду. Акт требует, чтобы при каждом планируемом антропогенном нарушении составлялся «официальный отчет об ущербе». Медленно, иногда мучительно, этот временный подход должен привести к улучшению процедуры установления общей оценки, включающей оценки затрат и прибылей для природных и общественных событий наряду с принятыми экономическими.

В табл. 8.4 показана в общих чертах классификация ценностей применительно к проблеме развала рынка. Нерыночные ценности поделены на две категории: характеризуемые и нехарактеризуемые. По мнению большинства экономистов, характеризуемым нерыночным ценностям можно приписать денежную стоимость на общепринятом языке рыночной экономики. Например, стоимость изъятия природной среды можно было бы определить исходя из того, что́ стоило бы обеспечение искусственной замены бесплатных благ и услуг (например, переработки отходов), предлагаемых природной экосистемой (обзор попыток найти пути к тому, чтобы «включить» природные услуги в антропогенную экономику, дан Уэстменом (Westman, 1977). Напротив, неосязаемые или нехарактеризуемые ценности не могут быть включены в обычный в экономике расчет стоимости или подвергнуты анализу затраты—прибыли.

Одним из первых экономистов, бросивших вызов свободному рынку как средству эффективного распределения ресурсов, был Пигоу (A. C. Pigou, 1920). Он очень точно заострил внимание на недостатках рынка, которые проявляют себя, если бизнес преследует только свои интересы, не заботясь об общественных. Пигоу был впереди своего времени, высказывая опасения по поводу разрушения городов; он писал, что только государство может «установить обязательные правила и использовать их для защиты воздуха и воды от опасности загрязнения, что вряд ли можно компенсировать». Он рассматривал налоги и субсидии как средство уравнения частных и общественных издержек. (Обсуждение проведенного Пигоу анализа общественных благ см. Britt, 1971.)

Так как действия «государства» становятся все более затруднительными или, хуже того, слишком запоздалыми перед лицом возрастающего давления рынка на землепользование и так как экономисты, экологи и законоведы стремятся иметь дело только с частью проблемы (и стремятся обвинить в неудачах друг дру-

Таблица 8.4. Сравнение рыночных и нерыночных ценностей. (Farnworth et al., 1981.)

Рыночные ценности

Сюда относятся главным образом производимые товары и услуги — продукция фабрик и ферм и коммерческие услуги. На рынке свободного предпринимательства они распределяются по законам спроса и предложения посредством неограниченной конкуренции. В теории рыночная стоимость отражает общественную оценку товара и услуг, что приводит к эффективному распределению ресурсов. На практике это не всегда так, поэтому допускается необходимость некоторой регуляции со стороны правительства. Основы «рыночной модели» заложены в книге Адама Смита «Исследования о природе и причинах богатства народов», изданной в 1776 г.

Нерыночные ценности

Это главным образом природные товары и услуги, их иногда называют «свободными» или «общими» или «общественными» товарами и услугами. Обычно эти «бесплатные» ценности существуют вне рыночной экономики.

Характеризуемые и приписываемые нерыночные ценности

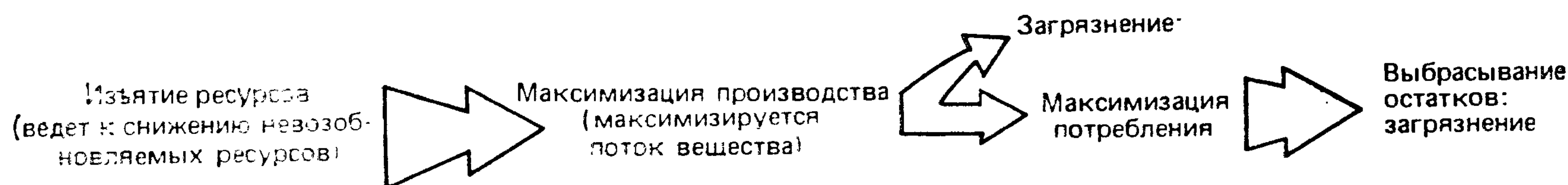
Ценность реки для ассимиляции отходов. Здесь можно применять концепции и язык рыночной экономики, денежная стоимость может быть определена.

Неуловимые, неприписываемые или нехарактеризуемые ценности

Ценность для жизнеобеспечения природных экосистем. Леса, степи, реки, озера и океаны осуществляют, смягчают и стабилизируют атмосферные и гидрологические циклы и круговороты минеральных элементов. К этой же категории относится присущая видам ценность, ценность туземной культуры, красоты природы и множество эстетических ценностей, которые со временем получают признание людей. Нехарактеризуемые категории являются личными и общественными ценностями, а не частными рыночными, с которыми они очень часто приходят в конфликт.

га), то, по-видимому, есть некий смысл в идее разработать новую дисциплину, которая имела бы дело с проблемой рынок—не рынок в целом. Для обозначения дисциплины, которая должна рассматривать роль биологических и равным образом небиологических, созданных людьми систем, в поддержание всеобщего хозяйства был предложен термин *биоэкономика* (Georgescu-Roegen, 1977; Clark, 1981). Более подходящее название — *голоэкономика*, которое свыше полувека назад предложила группа экономистов (см. Grunchy, 1947, и эпилог).

Многообещающей основой для такой новой дисциплины является использование в качестве общей единицы измерения «затраченной» энергии (см. гл. 3, разд. 10). Другой обещающий подход — это превращение современной линейной экономики в круговую экономику, как показано на рис. 8.18. В таком случае экономическая система стала бы соответствовать общей системной модели с внутренней обратной связью, как схематически показано на рис. 1.4. Антрополог Бернштейн отмечает, что многие изолированные культуры, которые обречены существовать на местных



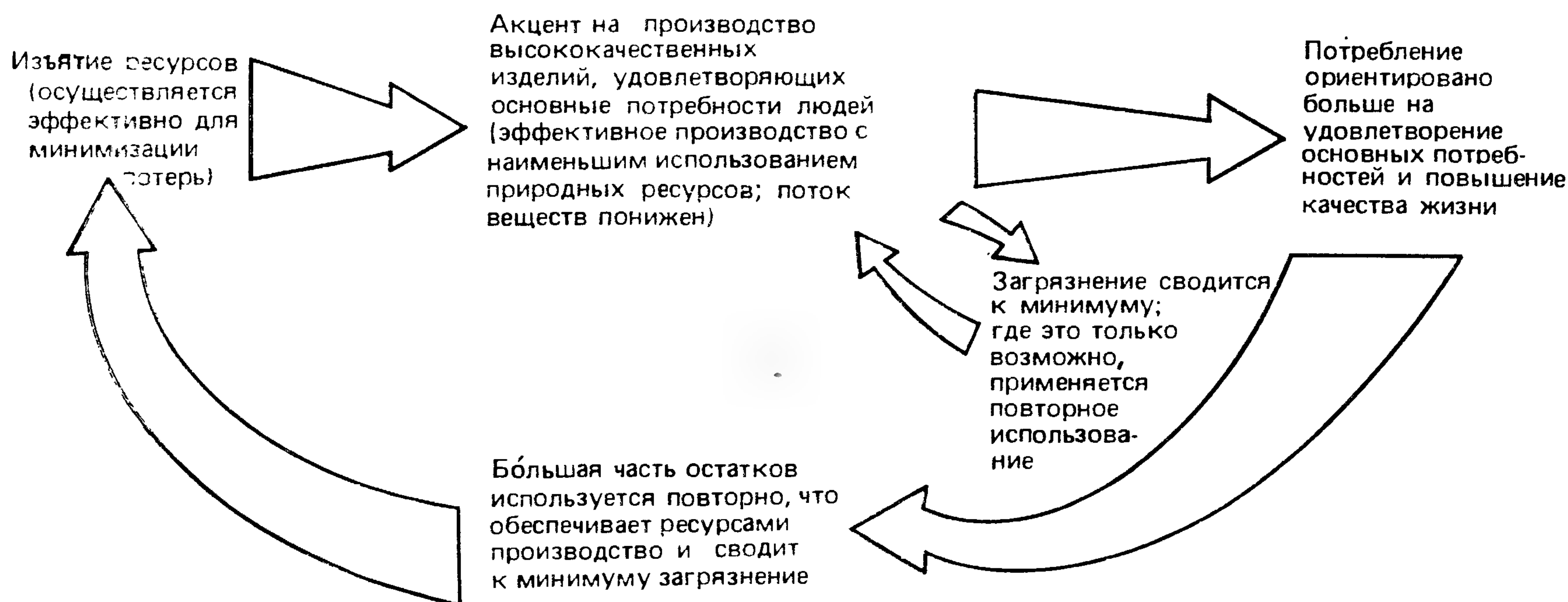


Рис. 8.18. Использование ресурсов можно в значительной степени улучшить, **если** современную линейную экономику заменить круговой экономикой. (Т. Е. Jones, 1977.)

ресурсах, умеют отличать действия, которые в будущем могут оказаться вредными для окружающей среды, и избегают таких действий. Такой способ локальной обратной связи при принятии решения был утрачен, когда изолированные культуры вошли в состав больших и сложных индустриальных обществ. Бернштейн заметил, что «экономисты должны развить согласованную теорию принятия решений, применимую на всех уровнях групповой организации. При этом возникнет необходимость *определения собственных интересов в терминах выживания, а не потребления*». Такое смещение подвергло бы экономику своего рода «естественному отбору», который работает достаточно хорошо, чтобы обеспечивать продолжение жизни на Земле на протяжении многих эон.

Для дополнительного чтения мы рекомендуем следующие книги и статьи:

Об экономическом росте: Galbraith, 1958; Mishan, 1967, 1970; Krutilla, 1967; Wagner, 1970; Barkley, Seckler, 1972; Ridder, 1972.

О нерыночных ценностях и неудачах рынка: Coase, 1960; Barnett, Morse, 1963; Costle, 1965; Pearse, 1968; Alfred Kahn, 1966; Randel, 1974; Lugo, Brinson, 1978; Sinden, Worrell, 1979; Farnworth et al., 1981.

Об экономике ресурсов: Kneese, Ayres, d'Arge, 1970; Schurr (ed.), 1972; Fisher, Krutilla, Cicchetti, 1972; Kneese, 1973, 1979; Page, 1977; Ayres, 1978; Smith, Krutilla, 1979.

Об экономических индексах (GNP, NEW): Samuelson, 1954; Nordhaus, Tobin, 1972; Nordhaus, 1979.
Об экономике стационарного состояния: Ayres, Kneese, 1971; Daly, 1973.
Об энергетическом анализе экономики: H. T. Odum, 1973; Hannon, 1973; Gilliland, 1975, 1978; Huetner, 1976; Slesser, 1974; Costanga, 1980; Odell, 1980.

Работы Кеннета Боулдинга и Николаса Джорджеску-Регена, являющихся основоположниками синтеза экономики и экологии, приведены в библиографии.

Эпилог. Трудности, стоящие перед человечеством: взгляд в будущее

Увлекательная игра — предсказание будущего; она становится особенно популярной во времена кризисов. На самом деле никто не может реально предсказать, что случится в следующем году, еще меньше можно сказать о том, что будет через 25 лет или позже. Слишком многого мы не знаем и не можем предвидеть многочисленные новые события, технологические новшества и другие факторы. Поучительно, тем не менее, рассмотреть ряд альтернативных вариантов того, что могло бы произойти. Тогда мы были бы в состоянии оценить вероятность будущих событий, исходя из современных условий нашего понимания и знаний. Еще важнее то, что мы смогли бы предпринять кое-какие меры сейчас, чтобы уменьшить вероятность нежелательных последствий в будущем.

Единственно, что мы знаем определенно, приближаясь к 2000 г., это то, что численность населения будет продолжать расти, и что индустриально развитым странам придется по мере уменьшения количества, снижения качества ископаемого топлива и роста цен на него совершить значительный и очень болезненный сдвиг в использовании энергии. Этот сдвиг уже начался, и мы можем по крайней мере строить какие-то гипотезы относительно «волновых эффектов», которые будут сопровождать радикальные изменения в энергетической среде на входе. Большинство футурологов считает, что мы должны уменьшить современное чудовищное количество отходов и стать более экономными и бережливыми, чтобы обойтись меньшим количеством высококачественной энергии. Мнения большинства исследователей сходятся также в том, что рост потребления энергии на душу населения сверх современного уровня в промышленно развитых странах не улучшит качества жизни, а фактически может вызвать обратный эф-

фект (см. Nader, Beckerman, 1978). Сходным образом большинство предсказателей видит необходимость получать в мировом масштабе больше продуктов питания с меньшими энергетическими затратами на ограниченной площади с благоприятными для сельского хозяйства почвами, качество которых уже сейчас ухудшается из-за непомерно тяжелой нагрузки (эрозия, засоление).

Нет недостатка в исследованиях, отчетах и популярных книгах, содержащих разбор тех затруднений, с которыми сталкивается современное человечество. В большинстве этих изданий нарисована мрачная картина существующих глобальных проблем, но многие полны оптимизма относительно будущего. Мы можем быть оптимистами, но только в том случае, *если* (и это очень большое если) нам есть что противопоставить современным трудностям и есть, что предпринять. Среди исчерпывающих отчетов следует отметить отчеты правительственных агентств США, и в частности два, подготовленных Советом по качеству среды (СКС) в 1980 и 1981 гг. и отчет Отдела сельского хозяйства 1979 г. Очень интересен отчет СКС 1980 г., озаглавленный «Мир в 2000 г., отчет для Президента; переход в XXI век». В трех томах детально рассмотрены вопросы, связанные с ростом численности населения, доходами, использованием ресурсов и нагрузками на окружающую среду. Включена также глава, где эти данные сравниваются с другими глобальными оценками, и «Правительственная модель», где исследуются перспективы на будущее.

Позиции, с которых рассматривается будущее, и которые разделяют как ученые, так и общество в целом, различаются от полного доверия к новой технологии до убежденности в том, что общество должно полностью перестроиться, умерить свою власть над природой, создать новые международные всеохватывающие политические и экономические механизмы, чтобы работать в мире ограниченных ресурсов. Хорошо известный сторонник первой точки зрения — Герман Кан (см. Kahn, Wiener, 1967; Kahn et al., 1976). Вторая точка зрения предполагает необходимость принять «стратегию кораллового рифа или тропического леса на выщелоченной почве», чтобы преуспеть в условиях ограниченных ресурсов (т. 1, с. 16, 17, 240—241). В гл. 8, разд. 7, разбирая книги специалиста по ресурсам Лестера Брауна и экономиста Джулиана Саймона, вышедшие в свет в 1981 г., мы противопоставляли эти два возможных варианта. Уатт (Watt et al., 1977) посвятил целую главу (гл. 2) сравнению того, что он назвал «верой в технокультуру» и «противоположной позицией». Противоположная позиция по сути дела представляет собой экологическую парадигму, согласно которой человечество как часть глобальной экосистемы подвержено действию законов природы в условиях ограничения ресурсов. В своей широко известной книге «Красота малого» Шумейкер (Schumacher, 1973) приводит хорошие доводы в пользу

увеличения вкладов в маломасштабную технологию, гармонирующую с человеческими и природными ценностями (в этой связи в обиход вошел термин «подходящая технология» — appropriate technology). Маргалеф (Margalef, 1979) заметил, однако, что, хотя малое часто бывает прекрасным, большое — могущественно! Впрочем, чем нам руководствоваться в решении вопроса о том, что должно быть большим, и что должно быть малым? Когда и где, например, следует строить мощнейшую централизованную электростанцию или же, напротив, устанавливать на крышах фотоэлектрические батареи, строить мини-гидростанции, ветроэнергогенераторы и прочие децентрализованные устройства? Анализ затрат и доходов столь сложен, что прежде чем найти лучшее сочетание для долговременной выгоды, мы должны экспериментировать с многими вариантами. Здравый смысл подсказывает нам, что мы слишком много черпали из нефтяных скважин, и теперь следует, фигурально выражаясь, черпать из многих других «скважин».

Другой подход к той сложной ситуации, в которой находится человечество, — анализ различий, которые необходимо преодолеть, чтобы люди и окружающая среда, так же как промышленно развитые и не развитые страны, находились в гармоничном равновесии. В этой книге уже говорилось об этих различиях:

1. Различия в доходах: в одной и той же стране есть богатые и бедные; различия существуют между 30% промышленно развитых стран и 70% неиндустриализованных стран (т. 1, с. 135).

2. Различия в питании (т. 1, с. 136).

3. Различия в ценностях: рыночные и нерыночные товары и услуги (с. 228).

4. Чудовищные различия в уровне образования: грамотные и неграмотные, охваченные и неохваченные школьным обучением (а также квалифицированные и неквалифицированные рабочие); ранее об этом не упоминалось, но мы обсудим данный вопрос ниже.

Ни одно из этих различий не может быть ликвидировано в ближайшем будущем. Ни усилия Организации Объединенных Наций (которая затрачивает их в основном на попытки остановить военные столкновения), ни выделение процветающими странами больших средств на помощь слаборазвитым странам не имели большого эффекта. Фактически различия в доходах и различия в ценностях стали за несколько последних десятилетий еще больше. Морхаус и Сигурдсон (Moorehouse, Sigurdson, 1977) отмечают, что передача промышленной технологии бедным странам часто приносит пользу только небольшому современному сектору, но не массам городской бедноты. Благополучие не может упасть с неба при наличии глубоких различий в культуре, образовании и ресурсах. Нельзя перенести энергоемкую технологию в бедную страну

без того, чтобы не снабдить ее источником высококачественной энергии для поддержания этой технологии. Фарвар и Милтон (Farvar, Milton, 1972) приводят многочисленные случаи неудач при передаче технологии.

Рене Дюбо, ученый, гуманист и убежденный оптимист, красноречиво пишет о том, что путь к ликвидации противоречий между человеком и окружающей средой — «одомашнивание» всей биосферы, с тем чтобы сохранить не только пригодность ферм, полей, лесов, водоемов, парков и т. д., но и использовать их с толком, соблюдая гармонию между творениями человеческих рук и природой. Идея Дюбо — это утопическая идея глобальной экосистемы, которая питалась бы от возобновляемых ресурсов и была бы организована наподобие европейских деревень, так глубоко запавших в его память со времен детства во Франции (Dubos, 1976, 1980).

Если цивилизация — это система, а не организм, тогда в отличие от того, что утверждает Тойнби в «Изучении истории» (Toynbee, 1961), цивилизация не должна подобно организму расти, становиться зрелой, стареть и умирать, хотя такие процессы и случались в прошлом (например, подъем и падение Римской Империи). Согласно Батцеру (Butzer, 1980), цивилизация становится нестабильной, когда сильно повышается стоимость ее собственного поддержания, причиной чего является бюрократия, предъявляющая чрезмерные требования к сектору производства. Следующий за этим крах является результатом «случайного переплетения взаимно усиливающих процессов, а не результатом старения и упадка». Такая точка зрения совпадает с экологической теорией потока энергии и сложности (гл. 3).

Доклады Римского клуба

В апреле 1968 г. группа в 30 человек из десяти стран собралась в Риме по инициативе итальянского специалиста в области управления промышленностью, экономиста и просто дальновидного человека доктора Аурелио Печчеи. В эту группу входили ученые-естественники, математики, экономисты, социологи, преподаватели, промышленники, гражданские служащие национального и международного значения. Они собрались, чтобы в глобальном масштабе обсудить настоящие и будущие трудности человечества; эта группа получила название «Римский клуб». С этого времени группа заказала серию «Докладов Римскому клубу» под общим названием «Затруднения человечества». Первый из этих докладов — «Пределы роста» (1972) — был подготовлен группой ученых из Массачусетского технологического института, возглавляемой Деннисом и Донеллой Медоузами. Группа строила глобальные модели по новаторской методике системного анализа, разработанной Джеем Форрестером (Forrester, 1968, 1971). Эти

модели должны были предсказать, что ожидает нас в будущем при сохранении современных экономических и политических методов. Результаты моделирования показали, что во многих случаях или в связи со многими жизненно важными ресурсами будут наблюдаться циклы взлетов и падений. Промышленный рост и потребление ресурсов будут продолжать увеличиваться ускоряющимися темпами наряду с ростом численности населения и увеличением потребления энергии и т. д. до тех пор, пока не будет достигнут некий предел; затем произойдет катастрофа, или «банкротство». Этот отчет осуждает общественную манию роста, при которой цель на каждом уровне — индивидуальном, семейном, классовом, национальном — стать богаче и могущественнее без учета окончательной платы за экспоненциальный рост.

Хотя «Пределы роста» претендовали только на то, чтобы показать, что может случиться, если мы не изменим наши методы и цели, многие, включая большинство политических лидеров и большие группы общественности, восприняли отчет так, как если бы он предсказывал день Страшного суда для цивилизации. Родилась, естественно, буря критики. Многие обозреватели отмечали, что в моделях не были приняты во внимание новая технология, открытие новых ресурсов, замена истощенных ресурсов новыми и т. д. Казалось, большинство людей осознало, что для человечества было бы слишком болезненно претерпеть любой цикл взлета и падения, поэтому следует прекратить промышленный рост или изменить весь стиль нашей жизни еще до достижения этого момента.

Несмотря на то, что книга вызвала серьезные критические замечания, а большинство политических деятелей не признало возможность чего-то похожего на взлет и падение, книга произвела ошеломляющее впечатление. Она предупреждала нас о том, что мы должны с большим вниманием отнестись к тому, куда направлено развитие человечества.

«Пределы роста» можно найти во многих книжных магазинах наряду с более старыми классическими трудами, служащими предупреждением человечеству: Vogt, 1948; Osborn, 1948; Leopold, 1949; Carson, 1962.

За первым докладом последовал ряд дополнительных докладов, в которых были сделаны попытки не только более подробно описать существующую ситуацию и рассмотреть возможные варианты, но и обосновать действия, которые необходимо предпринять, чтобы избежать Страшного суда. С этой целью Медоуз опубликовал вторую книгу (Meadows, 1973).

Второй доклад Римскому клубу называется «Человечество на перепутье». Доклад подготовлен Михайло Месаровичем, директором и профессором Центра системных исследований при Университете Кейс Уэстерн Резерв, и Эдуардом Пестелем, профессором

Института механики из Ганновера (ФРГ). Пытаясь устранить недостатки «Пределов роста», авторы этого доклада делят Землю на десять взаимозависящих регионов. Логическим обоснованием такого деления послужило то, что решать глобальные проблемы на региональной основе более практично и более эффективно, поскольку в разных частях Земли проблемы, стоящие перед человечеством, существенно различаются. В этом докладе вновь анализируются природа глобального кризиса и опасность промедления. Авторы доклада пришли к заключению, что разные регионы мира в целом должны быстро перейти от «недифференцированного (стихийного) роста» к тому, что они назвали «органическим ростом». Иными словами, мир больше не может развиваться стихийно, ибо пассивное следование такому стихийному развитию ведет просто-напросто к гибели.

Во втором докладе также особое внимание обращается на две постоянно расширяющиеся пропасти, которые, видимо, находятся в самой сердцевине современного кризиса. Это пропасти между человеком и природой и между богатыми и бедными. Между прочим, именно на эти различия в течение многих лет указывали экологи. Если мы хотим избежать глобальной катастрофы, то эти пропасти должны быть уничтожены, однако достигнуть этого можно, только обеспечив некое единство всего мира, при котором вновь была бы подтверждена взаимозависимость человека и природы, и народы всех стран четко представили бы себе, что Земля не бесконечна.

Идею органического длительного роста мировой системы не следует истолковывать как упрощенную идею развития «монолитной» системы, устроенной по единому образцу. В докладе подчеркивается, что концепция единого мира, много раз предлагавшаяся утопистами, как раз и не будет работать в сложной для человечества ситуации. Напротив, концепция одного гомогенного мира по существу не совместима с истинно глобальным подходом к облегчению затруднений человечества. На самом деле рекомендуемый подход должен начинаться с определения направлений, которых следует придерживаться, и с сохранения регионального разнообразия в мире. Необходимо, чтобы развитие каждого региона шло своим специфическим путем, но при этом нужно исходить из глобальных, а не узких национальных интересов. Таким образом, модель мира выглядит как гибкий, базирующийся на вычислительной технике инструмент планирования, содержащий в себе многоуровневые региональные модели мировой системы. Эта модель имеет фундаментальные отличия от любой другой предлагавшейся ранее в «Пределах роста» модели, потому что она распознает существующее в мире разнообразие, имеющее глубокие корни в прошлых культурных традициях, которые, несомненно, будут преобладать и в будущем. И вновь мир рассмат-

ривается как система. т. е. собрание взаимодействующих и взаимозависящих частей. Различные географические регионы с присущими им культурными традициями являются блоками этой предложенной модели, которая может обеспечить лиц, ответственных за принятие решений в разных частях мира, всесторонним глобальным средством планирования.

Региональные подходы, предложенные Месаровичем и Пестелем, очень похожи на социологическую теорию регионализма, развитую несколькими десятилетиями ранее покойным Говардом У. Одумом (Odum, 1935, 1951; Odum, Moore, 1938). Регионализм как подход к изучению общества основан на признании четких различий в культурных и природных характеристиках разных областей, которые тем не менее зависят друг от друга. Региональное социальное исследование побуждается отчасти надеждой поднять выше «отстающие» регионы (как Юг США в 30-е годы), чтобы они смогли вносить свой вклад в экономическое благосостояние нации, а не только черпать из него. Концепция биолога о тесной связи всей природы и о взаимозависимости между человеком и остальной биотой насчитывает уже более 100 лет. Об этом писал, например, Т. Гексли в своем эссе «Доказательство места человека в природе» (Huxley, 1863, переиздание в 1959 г.). Эта тема много раз поднималась экологами животных, писавшими об «экологии человека», например Чарлзом С. Адамсом (Adams, 1935), Ф. Фрейзером Дарлингом (Darling, 1951), Марстеном Бейтсом (Bates, 1952) и У. К. Олли (Allee, 1931, 1951). Связь между поведением человека и других животных послужила также основой для новой и противоречивой теории социобиологии, развиваемой Эдвардом О. Уилсоном (Wilson, 1975, 1980) и другими исследователями.

Следовательно, и тема второго доклада Римскому клубу не нова, но она ставится в расширенном контексте: все наши кризисы, которые один за другим привлекают внимание общественности, на самом деле являются компонентами одного синдрома и сигнализируют о необходимости найти способ постепенного отхода от недифференцированного роста и приблизиться к многоуровневому органическому росту с обратными связями, достаточными для действий, предотвращающих циклы взлетов и падений. Доклад позволяет предположить, что мы используем все эти кризисы как детекторы ошибок и начинаем действовать, как действует хорошая органическая система — кибернетически, с сильной отрицательной обратной связью, которая срабатывает, когда рост приближается к состоянию с уменьшающейся отдачей (см. гл. 3, разд. 3). Хирш (Hirsch, 1978) оптимистично полагает, что социальные ограничения и стоимость поддержания обеспечат обратную связь, которая ограничит рост до того, как возникнет нехватка материальных благ.

Третий доклад Римскому клубу называется «РИО — перестройка международного порядка» (1977). В этом докладе, координацией которого занимался Нобелевский лауреат, голландский экономист Ян Тинберген, особое внимание уделяется слаборазвитым странам, руководители которых отвергают в общем любую идею об ограничениях роста. Тинберген и соавторы доклада пришли к выводу, что для того чтобы провести в жизнь идею органического мирового порядка, предложенную во втором докладе, все страны и все регионы должны согласовывать свои локальные цели с определенными глобальными целями, которые будут работать на благо человечества в целом. Этот доклад должен был показать, что сочетание локальных и глобальных целей возможно. Например, какой-то стране необходимо достичь определенной степени индустриализации для того, чтобы обеспечить разумно высокий уровень жизни своих граждан — это достойная локальная цель. Если это достигается путем по возможности полного повторного использования скудных ресурсов и по возможности полной переработки отходов, то «общее», глобальное, т. е. воздух, океаны и т. д., будет повреждено в меньшей степени. Конечно, чрезвычайно трудно убедить граждан и политических лидеров в том, что соответствие их собственных национальных целей целям человечества как целого отвечает их же интересам. Жизненно важное значение имеет ослабление гонки вооружений, так как трата энергии в этом направлении затрудняет возможность всех стран направить свою волю, энергию и деньги на сотрудничество друг с другом ради общей цели. Когда люди заняты военными конфликтами, они мало думают о сотрудничестве для взаимной выгоды. На память приходит эволюционная тенденция в природных системах — переход от конкуренции к мутуализму (гл. 7, разд. 4 и гл. 8, разд. 6).

Четвертый доклад под названием «Цели для глобального общества» (1977) составлен Эврином Ласло, профессором философии, который известен своими книгами «Системный взгляд на мир» и «Стратегия для будущего» (цитировались в гл. 2 этой книги). Этот доклад посвящен двум фундаментальным вопросам, которые лежали в основе предыдущих докладов: 1) в чем на самом деле заключаются цели человечества? и 2) согласны ли мы предпочесть материальному росту развитие человеческих качеств? Иными словами, будет ли человечество на протяжении длительного времени использовать свою чудовищную научно-техническую мощь на благо всех людей, не причиняя существенного вреда планете? Для этого нам придется умерить некоторые свои желания в ближайшее время ради стабильности и приемлемых условий жизни будущих поколений.

«Цели для глобального общества» базируются на переписи национальных и региональных целей, предложенных рабочими

группами из разных стран и регионов. Так, в этом докладе имеются главы о целях США и Канады, Западной Европы, Восточной Европы, Латинской Америки, Африки и Среднего Востока. За этими главами следуют главы о целях в понимании международных групп, таких, как Организация Объединенных Наций, межнациональные корпорации и Всемирный Совет Церквей. Затем рассматриваются цели, направленные на сохранение глобальной безопасности, цели, связанные с использованием энергии, пищи и ресурсов. В гл. 16 доклада обсуждается «текущее глубокое расхождение целей»; эта глава содержит ряд диаграмм в виде строк и столбцов, в которых цели оцениваются от 0 (усилия сосредоточены исключительно на ближайших национальных интересах) до 10 (цели включают долговременные глобальные проблемы). В США в отношении долговременных проблем охраны природы, экономики, энергетики и сельскохозяйственной политики деятельность деловых кругов оценена низко, а деятельность правительства — сравнительно высоко. Политика в отношении «стиля жизни» оценена, как и можно было ожидать, низко. Во всех случаях выше оцениваются устремления интеллектуальных и религиозных или духовных групп (больше глобальных интересов). Средние национальные оценки по шкале от 0 до 10 для ведущих стран таковы: США — 4,0; Канада — 4,7; Бельгия — 3,7; Нидерланды — 4,7; Швеция — 4,6; Япония — 5,5; Китай — 7,0; Алжир — 6,4; Саудовская Аравия — 4,2; Бразилия — 4,0; Египет — 4,6; Гана — 6,5; Пакистан — 4,7 и Индия — 4,3. Интересно, что народы слаборазвитых стран оптимистичнее смотрят в будущее, чем народы развитых стран, но долговременные глобальные интересы оценены высоко только для Китая. В последних главах книги авторы приходят к заключению, что мы можем достичь глобальных целей и солидарности всех народов мира, и начало этому движению уже положено. Обсуждаются и сравниваются проекты, проведенные совместно религиозными и научными группами, деловыми и научными группами и правительственной группой. В докладе отмечено, однако, что мы не имеем определенного ответа на вопрос, который со временем обязательно возникнет: каким образом прийти к мировой солидарности?

Последующие доклады Римскому клубу, опубликованные между 1978 и 1980 гг., посвящены важным составным частям глобальных проблем, например проблеме переработки отходов (Gabor, 1987), использования энергии (de Montbrial, 1979), организации общества (Hawrylyshyn, 1980) и достижению изобилия и благосостояния (Giarini, 1980). Ключевой доклад посвящен проблемам образования и называется «Нет пределов обучению: наведение мостов через разделяющую людей пропасть» (Botkin et al., 1980). В этом отчете противопоставляется то, что авторы назвали микро- и макрообучением. Они отмечают, что в большинстве слу-

чаев все усилия направлены на индивидуальное обучение, цели которого — сделать индивидуума знающим и разумным. Это — уровень микрообучения. Напротив, мало внимания уделяется коллективному или общественному обучению, т. е. макрообучению. Иными словами, как сделать, чтобы осведомленность о региональных и глобальных трудностях и понимание этих трудностей стали доступны людям, которые мало или вовсе не учились в школе? Как научить общество в целом избегать циклы взлетов и падений, энтропийную ловушку и другие опасности, понятные сейчас только немногим высокообразованным его представителям? И самое важное, как сделать, чтобы общество было осведомленным об образе действий, соответствующем органическому росту, так красноречиво обоснованному во втором и третьем докладах, и чтобы оно захотело воспринять этот образ действий? Те, кто надеялся, что телевидение могло бы стать средством макрообучения, до сих пор были разочарованы, но, по-видимому, в данном случае исчерпаны еще далеко не все возможности. Разработка методов социального обучения, несомненно, заслуживает того, чтобы ей уделили самое пристальное внимание.

Ласло (Laszlo, 1977a) так оценивает общее действие докладов Римскому клубу: «Главным образом благодаря усилиям Римского клуба быстро возросла международная осведомленность о мировой *проблематике*. Если продолжить аналогию с медициной, то можно сказать, что Клуб первым перешел от постановки диагноза (Медоуз, Месарович, Пестель) к предписанию определенных средств (Тинберген, Ласло и другие доклады). Но не в укор героическим усилиям группы Аурелио Печчеи, в области терапии было достигнуто сравнительно мало. Используя другую метафору можно сказать, что Клуб помог наметить путь, но мало сделал, чтобы возникло желание следовать по этому пути. Если верна пословица, что где хотение, там и умение, то телега оказалась впереди лошади. Конечно, для группы обеспокоенных граждан мира легче наметить путь, чем вызвать волевой подъем, необходимый, чтобы следовать этим путем. Тем не менее есть реальная опасность, что единственный результат проделанной до сих пор работы будет в том, что от длительного неупотребления она покроется тонкой изящной патиной. Было бы лучше — и здесь пищущий эти строки полагает, что его мнение совпадает с мнением других членов Римского клуба — если бы отчеты попадали в горнило конструктивной дискуссии, а не пылились в качестве респектабельных документов эпохи, которым никто не следует».

Глобальные модели и варианты будущего мира

Между 1971 и 1981 г. было создано около десятка крупномасштабных глобальных моделей. В этих моделях обсчитывались математические имитации физических и социально-экономических

систем мира. Результаты проецировались в будущее, которое представлялось логическим следствием заложенных в модель данных и предположений, и следует подчеркнуть, что в этом отношении все модели различались. Обзор и сравнение группы этих моделей даны в докладе, изданном Службой Конгресса по технологическим оценкам (СКТО) (1982), в книге Медоуза (Meadows, 1983) и статье Донеллы Медоуз (Meadows, 1982). Особенно рекомендуется последняя работа, поскольку в ней содержится обзор методики моделирования, а также имеется иллюстрированный раздел под названием «Инструкция для детей для овладения системным взглядом».

В этом Эпилоге уже упоминались четыре из глобальных моделей — это модели Форрестера, Медоуза с соавторами, Месаровича—Пестеля и Глобал-2000. Кроме того, предложены и такие модели, в основе которых лежат преимущественно социоэкономические исследования, а не данные по ресурсам и населению как таковым. Это в особенности Латиноамериканская модель мира (ЛАММ), Британская SARUM-модель, японская модель FUGI и мировая модель ООН (UNWM). Построение этих моделей в действительности вызвано критикой ранних перспектив предельного роста, и эти модели основывались на допущениях, что в наших несчастьях так же повинны политическое, социальное и экономическое неравенство, как и ограниченность ресурсов и пресс народонаселения.

Несмотря на различие допущений и акцентов, вся последовательность моделей приводит к единодушному согласию по некоторым моментам. Вот те точки согласия, которые собраны в отчете СКТО и обзоре Д. Медоуза (Meadows, 1982):

1. Технологический прогресс желателен и жизненно важен, но необходимо, чтобы при этом происходили также социальные, экономические и политические изменения.

2. Народонаселение и ресурсы не могут расти беспрестанно на конечной планете.

3. Мы не имеем надежной и полной информации относительно того, до какой степени физическая среда Земли и система жизнеобеспечения могут удовлетворить нужды и потребности будущего роста населения (т. е. нам неизвестна несущая емкость среды), однако резкое снижение скорости роста сильно уменьшит вероятность превышения допустимого уровня или больших катастроф (экобедствий).

4. Продолжение практики «обычного бизнеса» не приведет к желаемому будущему; результатом этого будет скорее углубление нежелательных противоречий (например, между богатством и бедностью).

5. Долговременное сотрудничество было бы выгоднее для всех партий, чем политика сиюминутной конкуренции.

6. Поскольку народы, страны и окружающая среда находятся в более тесной зависимости друг от друга, чем это обычно представляют, все решения должны приниматься в контексте холистического подхода. Действия, направленные на достижение узко ограниченных целей, скорее всего контрпродуктивны.

7. Природа будущего глобального устройства, хуже оно или лучше настоящего, не предопределена. Многое зависит от того, как скоро изменятся существующие нежелательные тенденции. Действия, предпринятые быстро (за ближайшие два десятилетия), окажутся, по-видимому, более эффективными и менее дорогостоящими, чем те же действия, предпринятые с запозданием. Это требует сильного руководства и более широкой макрообразованности (о чем говорилось в связи с докладом Римскому клубу «Нет пределов обучению»), поскольку к тому времени, когда проблема станет очевидной каждому, предпринимать какие бы то ни было действия будет уже слишком поздно.

Итак, для тех, кто «молод душой и телом», есть чему будить воображение и есть цели, достичь которые стоит немалого.

Экологическая оценка

Философия многих составителей докладов Римского клуба также как и данные, полученные с помощью глобальных моделей, хорошо соответствуют основам теории экосистемы, особенно двум ее парадигмам: 1) при работе со сложными системами необходимо использовать холистический подход и 2) при приближении системы к пределам в отношении ресурсов и проч. сотрудничество имеет большую ценность для выживания, чем конкуренция. Все упомянутые ранее трактаты подтверждают также древнюю мудрость здравого смысла, выраженную в пословицах, таких как «семь раз примерь, а один отрежь», «не ставь все на карту», «поспешишь — людей насмешишь», «легче предупредить болезнь, чем ее вылечить», «сила развращает» и многих других. Что касается здравого смысла и экологии, см. E. P. Odum, 1977.

Главный источник неопределенности, влияющий на модельные предсказания — будущий рост народонаселения. На рис. 3.21 графически изображены три тенденции, основанные на предположении, что рождаемость и смертность в будущем столетии уравновесятся. Большинство футурологов считают, что все наши проблемы было бы легче решить, если бы снизилась скорость роста населения, хотя чтобы достичь этого в глобальном масштабе необходимо изменить глубоко укоренившиеся религиозные и культурные убеждения относительно контроля над рождаемостью, абортов и других противоречивых материй. В 1971 г. Национальная академия наук издала отчет, знаменующий собой веху в истории и озаглавленный «Быстрый рост народонаселения; последствия и смысл политики».

В отчете сделан вывод, что быстрый рост не приносит экономической и какой-либо другой выгоды, а, напротив, порождает социальные проблемы, связанные с окружающей средой, причем эти проблемы возникают гораздо быстрее, чем решаются. Быстрый рост может обладать инерцией, которая ведет к перескоку через допустимый уровень, и избежать этого трудно. Многие демографы верят в *демографический переход* — в теорию, согласно которой рост населения замедляется, когда люди становятся богаче и меньше зависят от детского труда; однако все это весьма противоречиво (см. Teitelbaum, 1975).

Экологи считают, что одно из препятствий в достижении какого-либо порядка в мире — это слишком узкая экономическая теория и представления, преобладающие в мировой политике (см. гл. 3, разд. 7 и гл. 8, разд. 7). Примерно в середине нашего столетия группа ученых, которые называли себя «холистическими экономистами», сформировала активную «школу», критически настроенную по отношению к экономическим моделям того времени. Гранчи (Grunchy, 1947) посвятил истории этой школы, в состав которой входили Торстейн Веблен, Дж. Р. Коммонс, Уэсли Митчелл, Джон М. Кларк, Рексфорд Тагуэлл и Гардинер Минс, книгу. Перечисленные имена мало знакомы тем, кто изучает экономику сегодня. Холисты отрицательно относились к тому, что экономисты-классики уделяют мало внимания экономике как динамично функционирующему целому, рассматривая лишь ее аспекты по отдельности. В результате этого модели носят жесткий механистический характер и плохо предсказывают реальный мир.

Дальнейшее развитие холистической экономики было «затоплено» потоком нефти, породившим быстрый рост денежного и материального изобилия. Классическая теория роста служит достаточно хорошо до тех пор, пока снабжение нефтью существенно превосходит потребности в ней. Теперь, когда нефтяной бум спал, самое время взяться вновь за развитие этой теории, но так, чтобы она наряду с денежными включила в себя культурные ценности и ценности окружающей среды. Историк Джон Хааг (Haag, 1981) в обзоре, посвященном развитию экономических идей после 1945 г., заметил появление нового поколения экономистов, которое не «заражено» «материалистической этикой роста любой ценой». Лауреат Нобелевской премии экономист Василий Леонтьев (Leontief, 1982) сетует на то, что экономисты не способны увидеть, что экономика — это «саморегулируемая система, образуемая очень большим числом разных, но взаимосвязанных и тем самым взаимозависящих действий». Он задает вопрос, «как долго исследователи в таких соприкасающихся областях, как демография, социология и политика, с одной стороны, и экология, биология, медицина, техника и другие прикладные физические науки — с другой, будут воздерживаться от выражения озабоченности той

блестящей изоляцией, в которой находится сейчас академическая экономика?» Критика Леонтьева во многом совпадает с той, которую высказывали представители упомянутой выше школы середины века. Это же недовольство слишком узкой точкой зрения высказывают и многие академические экологи. Однако экологи начинают вносить все больший вклад в экономику. В результате экологические концепции проникают в современные экономические труды, и наоборот. Знаменательно, что исследователи в разных областях начинают применять одни и те же аналитические методы. Например, использованный Леонтьевым подход с построением открытых моделей применяется, среди прочих, и экологами Хенноном и Финном, а системный экологический подход Г. Т. Одума привлекает внимание экономистов.

Многие футурологи полагают, что необходимо расширить и укрепить этику, включив в нее представление о жизнеобеспечении и других нерыночных ценностях, для того чтобы преодолеть пропасть между «знаю как» науки и желанием политических лидеров принимать широкомасштабные решения на благо целому. В гл. 1 подчеркивалось важное значение «Этики земли» Леопольда. Однако никто не знает, как можно личный интерес распространить на озабоченность всех глобальными проблемами, но многие об этом пишут.

Когда «наука о доме» (Экология) и наука о «ведении домашнего хозяйства» (Экономика) сольются, и когда предмет Этики расширит свои границы, и включит в себя наряду с ценностями, произведенными человеком, ценности, создаваемые окружающей средой, тогда мы на самом деле сможем стать оптимистами относительно будущего человечества.

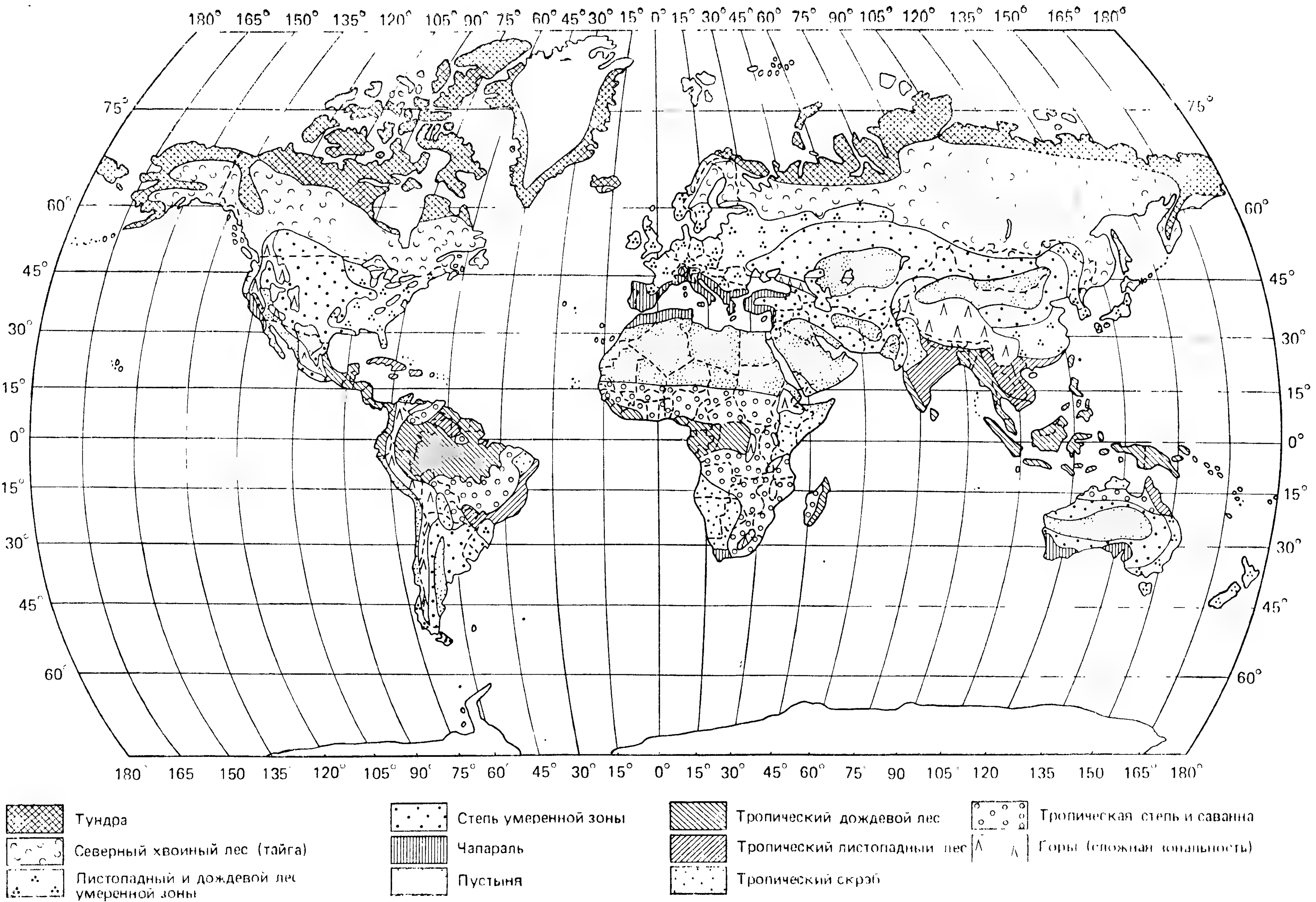
Приложение. Краткое описание основных типов природных экосистем биосферы

1. Наземные биомы

Ключевая характеристика, позволяющая разграничивать и узнавать наземные биомы, — *жизненная форма* (травы, кустарники, листопадные деревья, хвойные деревья и т. д.) растительности климатического климакса. Так, климаксная растительность степного биома (злаковника) — злаки, хотя в разных частях биома и на разных континентах могут произрастать разные виды злаков. Итак, основа классификации — растительность климатического климакса, однако биом включает в себя и эдафические климаксы, и стадии развития, в которых во многих случаях доминируют иные жизненные формы. Например, степные сообщества представляют собой стадии развития лесного биома, а прибрежные леса — составная часть степного биома. Подвижные животные, для которых Шелфорд предложил термин «пермеанты», связывают между собой различные ярусы и стадии развития растительности. Птицы, млекопитающие, рептилии и многие насекомые свободно передвигаются между подсистемами и между развивающимися и зрелыми стадиями растительности, а перелетные птицы в определенные сезоны — между биомами разных континентов. Во многих случаях жизненные циклы и поведение в разные сезо-



Рис. П.1. Схематическая карта основных биомов земного шара. Обратите внимание на то, что только тундра и северные хвойные леса тянутся более или менее непрерывно вокруг всего земного шара. Другие сравнимые биомы (например, степи умеренной зоны или тропический дождевой лес) занимают изолированные пространства, следовательно, можно ожидать, что в них обитают экологически эквивалентные, но неродственные виды. Распределение главных биомов сходно с распределением основных типов почв, показанным на рис. 5.22, но не совпадает с ним. (Схема основана на карте первичной растительности из книги: Finch V. S., Trewartha G. T., Physical Elements of Geography. New York, McGraw-Hill, 1949.)



Тундра
Северный хвойный лес (тайга)
Листопадный и дождевой лес умеренной зоны
Степь умеренной зоны
Чапараль
Пустыня
Тропический дождевой лес
Тропический листопадный лес
Тропический скрэб
Тропическая степь и саванна
Горы (сложная зональность)

ны организованы так, что данный вид будет занимать несколько часто совершенно различных типов растительности. Для наземных биомов характерны крупные растительноядные млекопитающие — олени, антилопы, бизоны, домашний скот. Многие из них относятся к жвачным, обладающим замечательной микроэкосистемой — рубцом, где анаэробные микроорганизмы разрушают и обогащают лигноцеллюлозу, составляющую бо́льшую часть растительной биомассы. Сходным образом, одним из основных путей потока энергии служат детритная пищевая цепь, характеризующаяся наличием грибов и почвенных животных — редуцентов, а также мутуалистические системы между корнями растений и микоризой, азотфиксаторами и другими микроорганизмами.

Биомы мира схематически показаны на рис. П.1; сравнение климаграмм шести основных биомов приводится на рис. П.2.

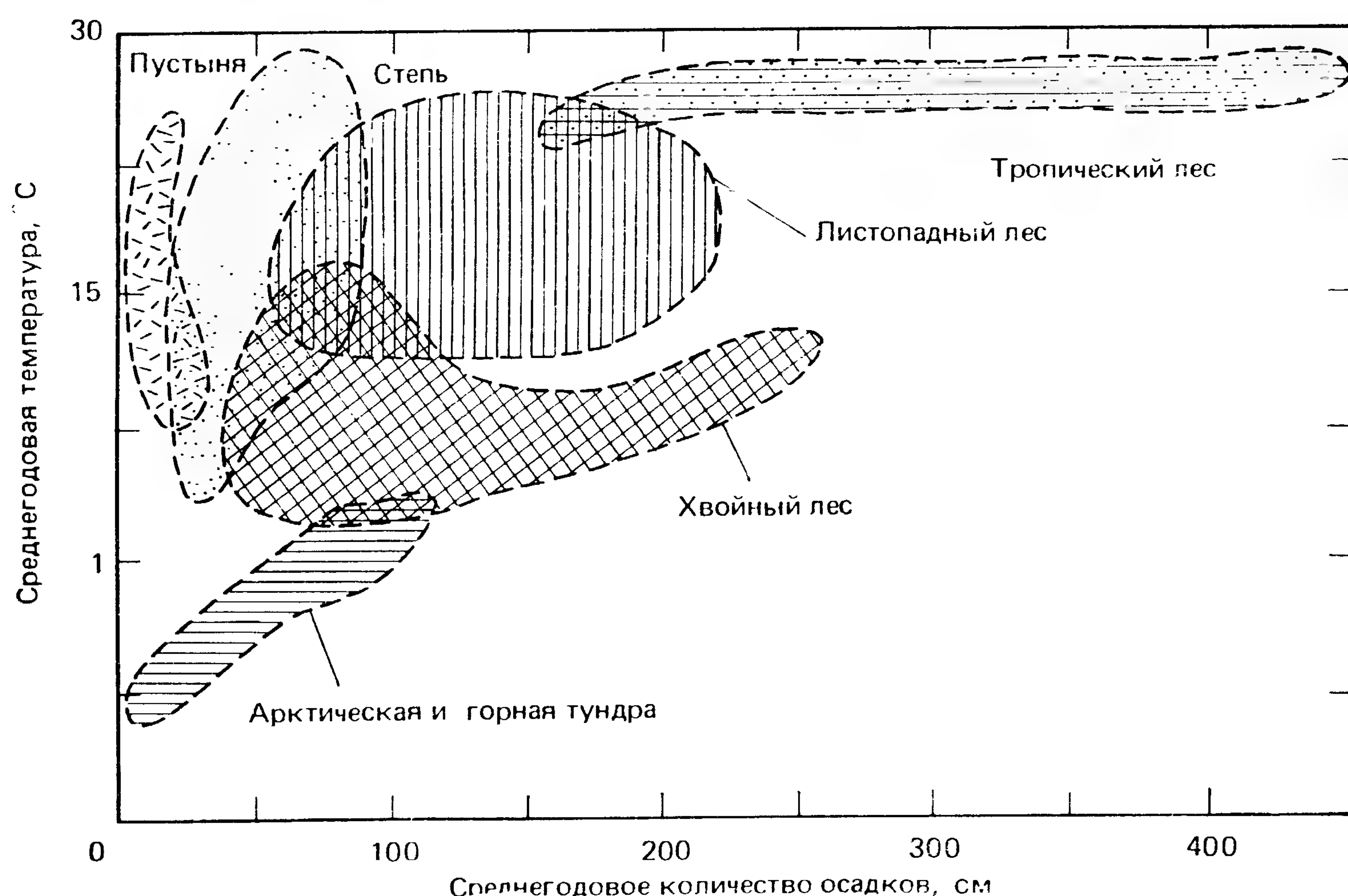


Рис. П.2. Климаграммы шести основных биомов по среднегодовым температурам и среднегодовому количеству осадков. (С разрешения National Science Foundation.)

Некоторые из основных биомов мира (степи, листопадные леса умеренной зоны, северные хвойные леса, тундра и пустыня) были в 70—80-е годы объектом междисциплинарного изучения. Эти исследования представляют собой часть вклада США в Международную биологическую программу (МБП). Результаты этих длительных интенсивных работ опубликованы в многочисленных статьях и сериях книг. Широкий обзор исследований МБП дан Блейром (Blair, 1977) и Луксом (Loucks, 1983). По составу флоры и фауны биогеографы разделяют мир на пять или шесть глав-

ных областей, которые приблизительно соответствуют основным континентам. Самые изолированные континенты — Австралия и Южная Америка; можно соответственно ожидать, что экологически эквивалентные виды в биомах этих континентов будут таксономически совершенно различными (см. гл. 7, разд. 5 и табл. 7.3).

Тундры — арктическая и альпийская (рис. П. 3)

Между лесами на юге и шапкой полярных льдов на севере циркумполярно расположена полоса безлесной местности площадью примерно 2×10^4 км^2 (рис. П.3). Небольшие, но экологически сходные районы расположены в высоких горах выше границы леса. Такие районы, встречающиеся даже в тропиках, называются альпийскими тундрами. В Северной Америке и Евразии граница между тундрой и лесотундрой сдвинута к северу на западе, где теплые западные ветры смягчают климат.

Основными лимитирующими факторами служат низкие температуры и короткий сезон вегетации; осадков тоже может быть мало, но они не относятся к лимитирующим факторам, поскольку скорость испарения здесь невелика. Грунт, за исключением верхнего слоя толщиной в несколько сантиметров, на протяжении всего лета остается промерзшим. Эти постоянно промерзшие глубокие слои грунта называются *вечной мерзлотой*. Тундра — это в сущности влажная арктическая степь с растительностью, состоящей из злаков, осок, карликовых древесных растений и на более сухих местах — лишайников («олений мох»). Для «низменной тундры» (как на прибрежных равнинах Аляски) характерны толстая рыхлая подушка из живых и очень слабо разложившихся растений, часто пропитанная водой и испещренная небольшими озерцами. «Высокая тундра», особенно если рельеф хорошо выражен, покрыта скудным покровом лишайников и злаков. Хотя вегетационный сезон краток, длинные летние фотопериоды способствуют образованию в благоприятных местах, например на береговой равнине мыса Барроу (Аляска), довольно большого количества первичной продукции (до 5 г сухого вещества в день).

Продуктивные водные (в том числе плодородный арктический океан) и наземные экосистемы поддерживают не только большое число перелетных птиц и насекомых, активных только в бесснежный сезон, но и постоянных обитателей, которые остаются активными на протяжении всего года. Сюда относятся: овцебык, европейский северный олень, карибу, белый медведь, волки, песцы, хищные птицы, а также лемминги и другие мелкие млекопитающие, строящие ходы в толще растительности. Для крупных животных характерны обширные миграции; «циклы» обилия многих более мелких животных обсуждались в гл. 6, разд. 5. Особую уязвимость тундры следует иметь в виду при все возрастающей





Рис. П.3. Вид тундры в июле (прибрежная равнина у арктической исследовательской лаборатории, мыс Барроу, Аляска). *А*. Видна широкая болотистая низменность в верховьях речной системы, тянущаяся примерно в 3 км от берега. Доминирующие растения — арктический злак *Dupontia fischeri* и осока *Carex aquatalis*, укоренившиеся на пласте торфа в полузаболоченной почве. Эту местность с полным основанием можно считать типичной климаксной низинной прибрежной тундрой. На фотографии показаны пробные квадраты и «выгородка», защищающая участок от леммингов. *Б*. Участок примерно в 16 км от берега. Видна характерная полигональная структура грунта. Образованию полигональных структур способствуют выклинивания льда под грунтом. Белые плоды, заметные на переднем плане, — пушица *Eriophorum scheuzcheri*. (Фотографии R. E. Shanks, E. E. Clebsch, Koranda.)

эксплуатации минеральных ресурсов и другой деятельности человека, вызывающей нарушения окружающей среды. Тонкий живой покров легко разрушается и медленно восстанавливается. Строительство трубопровода на Аляске преподало нам много наглядных уроков.

Биомы северных хвойных лесов (рис. П. 4)

Широким поясом вытянулись через всю Северную Америку и Евразию области северных вечнозеленых лесов. Горные районы, занятые таким лесом, встречаются даже в тропиках. Доминирующая жизненная форма представлена здесь хвойными вечнозелеными деревьями, особенно елью, пихтой и сосной (*Picea, Abies, Pinus*). На протяжении всего года в таких лесах царит густая тень, поэтому кустарниковый и травяной ярусы обычно развиты слабо. Однако сплошной зеленый покров, содержащий хлорофилл, сохраняется круглый год, и поэтому, несмотря на низкую температуру в течение половины года, для этого биома характерен достаточно высокий уровень годовой продукции. Хвойные леса — самые крупные в мире поставщики лесоматериалов. Хвоя разлагается очень медленно, поэтому почва имеет характерный подзолистый профиль (см. рис. 5.18). В почве обитает многочисленное население мелких животных, но крупных животных мало (по сравнению с почвами листопадных лесов или степей). Многие из крупных травоядных позвоночных, таких, как лось, заяц-беляк и тетерев, зависят, по крайней мере частично, от развивающихся широколиственных сообществ. Семена хвойных служат важным источником существования многих животных, таких, как белки, чижи, клесты.

Как и в тундре, здесь сильно выражены сезонная периодичность и колебания численности многих популяций. Классический пример — циклы численности зайца-беляка и рыси (см. рис. 6.15). В хвойных лесах наблюдаются вспышки численности жуков-короедов и насекомых-дефолиантов (пилильщиков, почкоедов и т. п.), особенно там, где в древостое доминируют всего один или два вида. Такие вспышки, однако, как описано в гл. 6, разд. 5, являются частью непрерывного цикла развития, к которому адаптирована экосистема хвойного леса.

Другой тип хвойного леса встречается вдоль западного побережья Северной Америки, от центральной Калифорнии до Аляски, где температуры выше, сезонные ее колебания относительно малы, а влажность очень высока. Эти леса, хотя в них и доминируют хвойные, флористически совершенно отличаются от обычной северной тайги. Следовательно, эти «дождевые леса умеренной зоны», как их часто называют, могут с достаточным основанием рассматриваться как отдельный тип биома.





Рис. П.4. Три типа хвойных лесов. *А*. Высокогорный лес из ели Энгельмана и пихты субальпийской в Колорадо. Обратите внимание на мощный слой подстилки, который накапливается вследствие низких температур и длительного снежного периода. *Б*. Ельник в шт. Айдахо с одной из основных стадий развития — осинником. Осенью листья осин становятся золотисто-желтыми (светлые деревья слева и в центре фотографии).



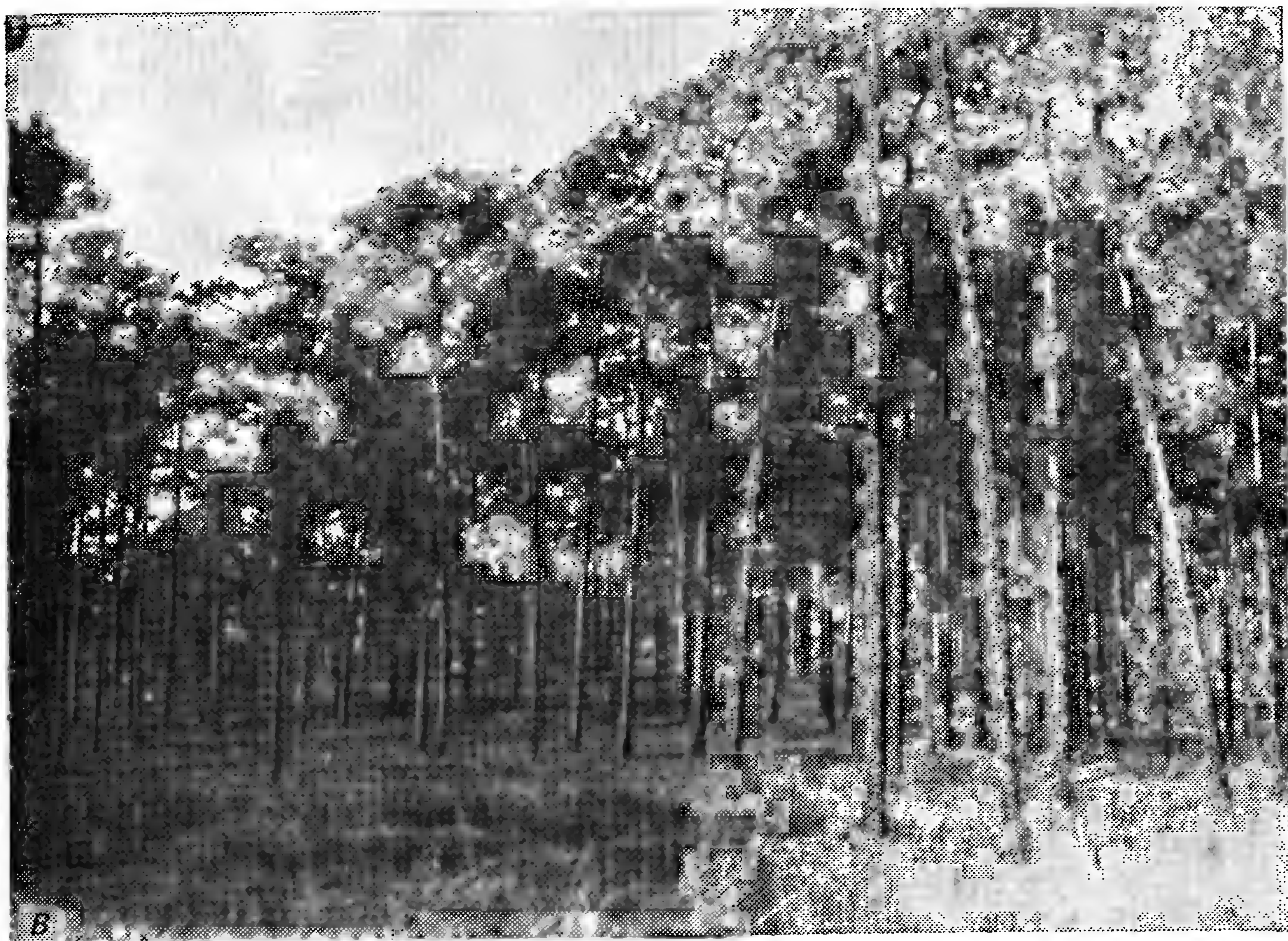
В. Пример влажного хвойного леса, который часто называют дождевым лесом умеренной зоны (заповедник Олимпик, шт. Вашингтон). Обратите внимание на величину деревьев, пышный ковер папоротников и других травянистых растений и эпифитные мхи, обрамляющие сучья деревьев (С разрешения службы леса США.)

Этот лес достигает наибольшего развития в районе Пьюджет-Саунда, где доминируют в основном четыре вида — западная тсуга (*Tsuga heterophylla*), западная туя (*Thuja plicata*), пихта великая (*Abies grandis*) и лжетсуга (*Pseudotsuga douglasii*). Последний вид преобладает в более сухих местообитаниях или субклимаксах влажных местообитаний. Южнее произрастают величественные секвойи *Sequoia*, а севернее — ситхинская ель *Picea sitchensis*. В отличие от более сухих и более северных хвойных лесов в этом лесу всюду, куда проникает хоть немного света, хорошо развита растительность нижних ярусов, обильны мхи и другие влаголюбивые низшие растения. Эпифитные мхи представляют здесь экологический эквивалент эпифитных бромелиевых влажных тропических лесов. Биомасса продуцентов в этом биоме огромна, и, как легко себе представить, продукция строевого леса с единицы площади потенциально может быть очень велика, если поддерживать возобновление растений и круговороты биогенных элементов. Как и во всех экосистемах, где большой процент биогенных элементов связан в биомассе, существует серьез-





Рис. П.5. Климатический, эдафический и пирогенный климаксы на востоке США. *А.* Девственный листопадный лес на западе Северной Каролины — климатический климакс. *Б.* Эдафический климакс — болотистый лес камедного дерева (*Nyssa*) с бахромой эпифитного «испанского мха» *Tillandsia* в затопляемой долине реки Саванна.



В. Остатки пирогенного климаксного леса длиннохвойной сосны близ Томасвилла, шт. Джорджия. Использование частых контролируемых пожаров сохраняет открытый, парковый облик и предотвращает вторжение лиственных деревьев, не выносящих пожара.

ная опасность истощения этих ресурсов в будущем вследствие чрезмерной эксплуатации.

Другие подразделения биома северных хвойных лесов, которые можно рассматривать как отдельные биомы, — это леса карликовой сосны и можжевельника, или «карликовых хвойных», и леса желтой сосны, растущие на промежуточных высотах между степями и зоной елей в Колорадо, Юте, Нью-Мексико и Аризоне (см. рис. П.11). Это в общем редколесья, в которых количество травянистых растений велико, особенно там, где пожары представляют собой естественный фактор окружающей среды.

Листопадные леса умеренной зоны (рис. П. 5)

Сообщества листопадных лесов занимают области с большим количеством равномерно распределенных осадков (750—1500 мм) и умеренной температурой, для которой характерны четкие сезонные колебания. Первоначально умеренные листопадные леса

покрывали весь восток Северной Америки, всю Европу, часть Японии, Австралии и южную оконечность Южной Америки. Таким образом, биомы листопадных лесов в большей степени изолированы друг от друга, чем тундра и северные хвойные леса. Их видовой состав, несомненно, должен отражать эту степень изоляции. Поскольку в таких лесах деревья и кустарники в течение части года лишены листьев, контраст между зимой и летом очень велик. Травянистый и кустарниковый ярусы, а также почвенная биота развиты хорошо. Многие растения дают сочные мясистые плоды и орехи, например желуди или буковые орешки. Животное население первоначальных лесов Северной Америки представлено виргинским оленем, медведем, серой и черной белкой, серой лисицей, рыжей рысью и дикой индейкой. Характерные мелкие птицы зрелых стадий — красноглазый виреон, большой американский дрозд, американская хохлатая синица, желтоголовая американская славка и несколько видов дятлов. Развитие листопадных лесов умеренной зоны представляет собой длительную сукцессию, которая рассматривалась в гл. 8, разд. 1 (см. табл. 8.2). Для ранних сукцессионных стадий характерна растительность переходных степей или залежей, на промежуточных стадиях часто выделяются сосны.

Листопадные леса умеренной зоны представляют собой наиболее важные биотические области мира, так как именно в этих районах цивилизация достигла наибольшего развития. В результате этот биом сильно изменился под влиянием человеческой деятельности, его большая часть замещена культурными сообществами или сообществами лесных опушек.

Листопадные леса Северной Америки подразделяются на много важных типов, являющихся разными климаксными типами лесов. Вот некоторые из них:

буково-кленовый лес на севере центральных районов США;
кленово-липовый лес в шт. Висконсин и Миннесота;
дубово-гикориевый лес в западных и южных штатах;
дубово-каштановый лес Аппалачских гор (теперь это главным образом дубовый лес, так как каштан уничтожен паразитическим грибом);
различные смешанные мезофитные леса Аппалачского плато;
эдафический сосновый лес на юго-востоке прибрежной равнины, который сохраняется благодаря пожарам и бедной песчаной почве (на бедных почвах вечнозеленые леса обладают конкурентным преимуществом перед листопадными лесами).

Каждый из этих типов леса имеет свои отличительные черты, но многие организмы, особенно крупные животные, распространены в пределах двух или более типов («связующие» виды). Листопадные леса Западной Европы относительно бедны видами (исходное разнообразие снизилось в результате оледенения). На-

против, смешанный мезофитный лес на юге Аппалачей (здесь не было оледенения) и сравнимые с ним леса Восточной Азии — самые богатые видами среди лесов умеренной зоны мира.

Степи умеренной зоны (рис. П. 6)

Степи умеренной зоны расположены там, где выпадает промежуточное между пустынями и лесами количество осадков (250—750 мм); существование степей в этих условиях зависит от температуры, сезонного распределения осадков и влагоемкости почвы. Упоминавшиеся уже исследования в рамках МБП показали, что ключевым фактором здесь является влажность почвы, в частности потому, что она лимитирует микробное разложение и возврат в круговорот биогенных элементов. Обширные степные пространства занимают внутренние части Евразийского и Североамериканского континентов, юг Южной Америки (аргентинские пампасы) и Австралию.

В Северной Америке биом степей подразделяется (с востока на запад) на следующие зоны: высокотравные, смешанные, низкотравные и кустисто-злаковые прерии. Эта зональность определяется градиентом количества осадков, который одновременно является и градиентом уменьшения первичной продуктивности. Ниже приводится перечень некоторых наиболее важных видов многолетников, сгруппированных по высоте надземных частей.

1. Высокие злаки (от 150 до 240 см) — бородач (*Andropogon gerardi*), просо (*Panicum virgatum*), индейская трава (*Sorghastrum nutans*) и в низинах *Spartina pectinata*.

2. Средние злаки (от 60 до 120 см) — малый бородач (*Andropogon scoparius*), ковыль (*Stipa spartea*), спороболус (*Sporobolus heterolepis*), пырей (*Agropyron smithii*), тонконог (*Koeleria cristata)*, индейский рис (*Oryzopsis*) и многие другие.

3. Низкие злаки (от 15 до 45 см) — бизонова трава (*Buchloe dactyloides*), голубая грамова трава (*Bouteloua gracilis*), другие виды грамовой травы (*Bouteloua* sp.), интродуцированные мятлик (*Poa*) и костер (*Bromus* sp.).

Корни большинства видов глубоко (до 2 м) проникают в почву, и масса корней климаксных многолетников в несколько раз превышает массу их надземных частей. Большое значение имеет форма роста корней. Некоторые из упомянутых видов, например бородач, бизонова трава и пырей, образуют подземные корневища и формируют таким образом дернину. Другие виды, такие, как малый бородач, тонконог, ковыль, кустятся и растут куртинами. Эти две жизненные формы можно найти во всех зонах, но кустовые злаки преобладают в более засушливых областях, где степь переходит в пустыню.

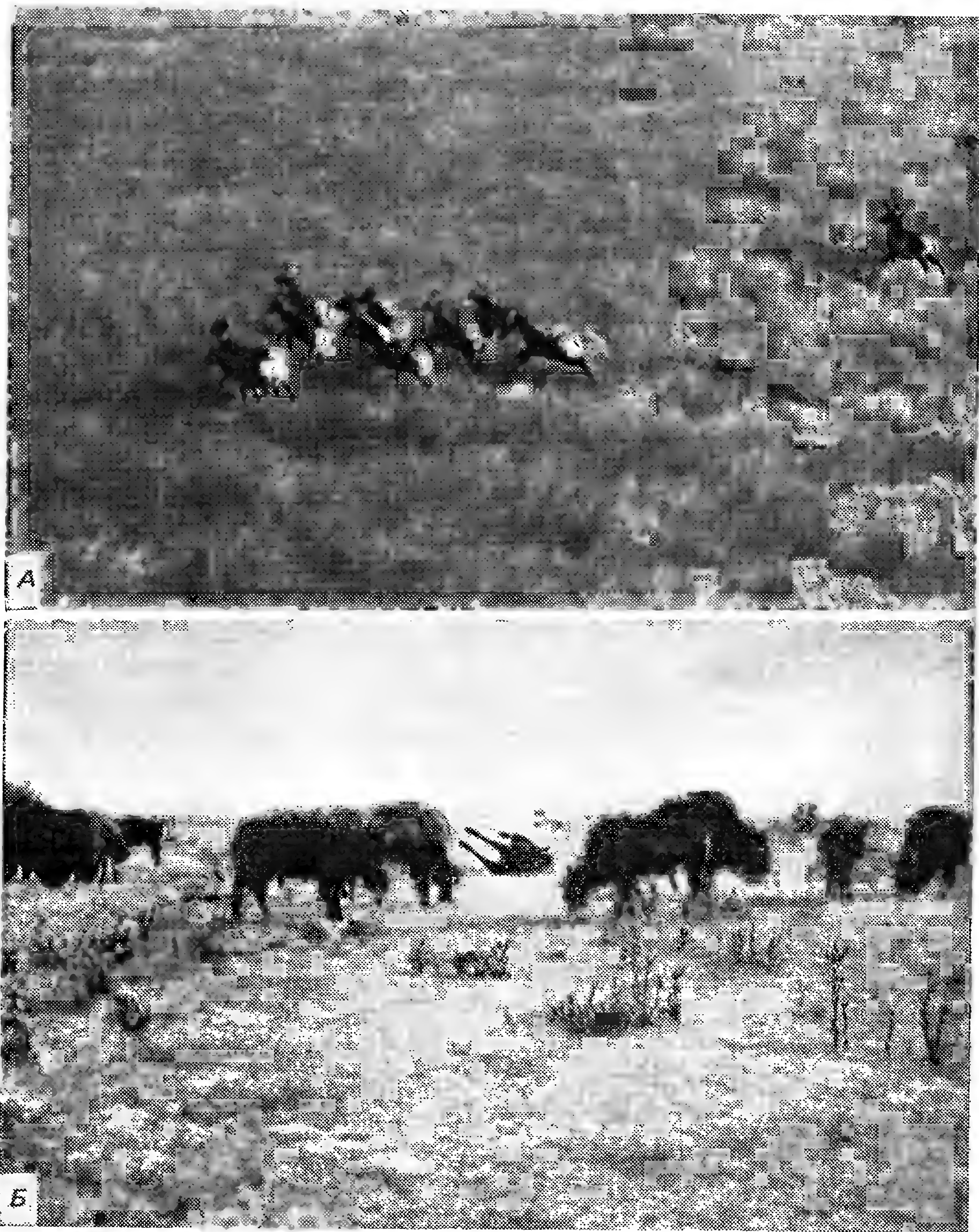


Рис. П.6. Естественный злаковник умеренной зоны в центральной части Северной Америки с двумя видами травоядных млекопитающих. *А.* Злаковник с умеренным выпасом в Национальном резервате Ред-Род-Лейк, Монтана; видно небольшое стадо вилорогих антилоп. ***Б.*** Низкотравный злаковник в Национальном парке Уэйнрайт, пров. Альберта, Канада, со стадом бизонов. Животное в центре «принимает пылевую ванну». Старые «бизоньи ванны» можно обнаружить в прерии через много лет после истребления бизонов.

Разнотравье (сложноцветные, бобовые и т. п.) составляют обычно лишь малую часть биомассы продуцентов климаксной степи, но встречаются неизменно. Некоторые виды особенно интересны как индикаторы стресса. Усиление выпаса, засуха или обе эти причины увеличивают процент разнотравья, что выражено также на ранних стадиях сукцессии. Вторичная сукцессия в степном биоме и ритмические изменения растительности на протяжении влажного и сухого сезонов были описаны ранее в гл. 8, разд. 1. Те, кто путешествует на автомобиле по континентальным районам США, должны помнить, что живописные однолетние травы на обочинах дорог, такие, как солянка (*Salsola*) и подсолнечник (*Helianthus*), обязаны своим «процветанием» постоянному разрушению почвы, чему способствуют ремонтные работы на скоростных дорогах.

Обширные пространства степей, особенно высокотравных прерий, в настоящее время заняты посевами зерновых, культурными пастбищами или древесной растительностью. Сейчас трудно найти первоначальную, или девственную, высокотравную прерию, и там, где она сохраняется для научных и учебных целей (как в арборетуме Висконсинского университета), ее нужно время от времени выжигать, чтобы сохранить специфику этого биома.

В хорошо развитом степном сообществе есть виды с различными температурными адаптациями; одна группа растет в холодные сезоны (весной и осенью), другая — в теплый (летом). Степь в целом «скомпенсирована» по температуре, что удлиняет период первичного продуцирования. Роль в этой адаптации C_3- и C_4-типов фотосинтеза обсуждалась в гл. 2, разд. 5 (см. табл. 2.2).

В степном сообществе развивается почва, полностью отличная от лесной, даже если оба сообщества стартовали на одной и той же материнской породе. Так как злаки по сравнению с деревьями живут недолго, почву обогащает большое количество органического вещества. Первая фаза разложения протекает быстро, в результате образуется мало подстилки, но много гумуса, иными словами, скорость гумификации велика, а минерализации мала. В итоге степная почва может содержать в 5—10 раз больше гумуса, чем лесная, как видно при сравнении профилей на рис. 5.18. Темная степная почва лучше других подходит для произрастания кукурузы, пшеницы и других зерновых, представляющих собой виды культурных злаков.

Пожары помогают степной растительности конкурировать с лесной в теплых или влажных районах. Характерная особенность степей — наличие крупных травоядных. «Экологические эквиваленты» бизонов, антилоп и кенгуру в степях разных биогеографических областей отмечались на с. 125. Крупные травоядные представлены двумя «жизненными формами»: бегающей, к которой относятся только что упомянутые животные, и роющей, к ко-

торой относятся суслики и луговые собачки. Когда природные степи превращаются в пастбища, то присущие им виды травоядных животных заменяются домашними: коровами, лошадьми, овцами и козами. Поскольку степи адаптированы к мощному потоку энергии, проходящему через пастбищную пищевую цепь, такое переключение экологически безвредно. Однако люди постоянно страдают от «трагедии общин», допуская чрезмерный выпас и выпахивание. Таким образом, многие степи превратились в настоящее время в созданные руками человека пустыни, которые трудно вернуть вновь к состоянию степей. Например, Морелло (Morello, 1970) сообщает, что в аргентинских пампасах в результате интенсивного выпаса коров количество способных гореть веществ сократилось настолько, что не осталось пищи пожарам, необходимым для поддержания покрова злаков. Это привело к преобладанию колючих кустарников, рост которых прежде сдерживался периодическими пожарами. Единственный путь восстановления продуктивности пастбищ — затрата энергии топлива для механического удаления и выжигания древесной растительности. Описанная ситуация — пример такого антропогенного изменения растительности, которое можно сделать обратимым только дорогой ценой.

Тропические степи и саванны (рис. П. 7)

Тропические саванны (степи с редкими деревьями или группами деревьев) расположены в теплых областях, где в год выпадает большое количество осадков (1000—1500 мм), но имеется один или два продолжительных сухих сезона, когда возникают пожары, представляющие собой важный фактор окружающей среды. Самая обширная область этого типа находится в Центральной и Восточной Африке, но довольно значительные области тропических саванн (grassland) встречаются также в Южной Америке и Австралии. Поскольку и деревья, и злаки должны быть устойчивыми к засухе и пожару, растительность состоит из небольшого числа видов, что составляет разительный контраст с расположенными рядом экваториальными лесами. В покрове доминируют знаки, принадлежащие к таким родам, как *Panicum*, *Pennisetum*, *Andropogon*, *Imperata*.

Вместе с тем редкие разбросанные деревья принадлежат к видам, отличным от тех, что растут в дождевом лесу. Ландшафт африканской саванны усеян колючими и живописными акациями и другими деревьями и кустарниками, относящимися к семейству бобовых, баобабами (*Adansonia)*, древовидными молочаями (экологические эквиваленты кактусов) и пальмами. Часто на больших пространствах доминирует один вид деревьев и злаков.



Рис. П.7. Тропическая саванна в Восточной Африке (Найроби). Характерные черты этого биома — травы, редкие деревья причудливой формы, пожары в сухой сезон и обилие видов крупных травоядных млекопитающих (показана газель Томсона). (Фотографии Donald I. Ker; Ker, Downey Safaris, Ltd.)

Африканская саванна не имеет себе равных по численности и разнообразию популяции копытных. Здесь пасутся или объедают деревья многочисленные виды антилоп (включая гну), зебры и жирафы, а в тех местах, где эту «крупную дичь» не вытеснил человек со своим домашним скотом, на нее охотятся львы и другие хищники. Мутуализм между травоядными и травами довольно подробно обсуждался в гл. 3 на с. 163. Насекомые наиболее обильны во время влажного сезона, когда гнездится большинство птиц; рептилии же активнее во время сухого сезона. Следовательно, сезонность определяется дождями, а не температурой, как в степях умеренной зоны.

Самые древние ископаемые остатки человека найдены в Восточной Африке, однако мы не знаем, была ли эта область на заре развития человечества засушливее или более влажной, чем сейчас.

Чапараль и жестколистные леса (рис. П. 8)

В областях с мягким умеренным климатом, где обильны зимние дожди, но лето сухое, растительность состоит из деревьев или кустарников (или тех и других) с жесткими толстыми вечнозелеными листьями (рис. П.8). В данный раздел мы включили рас-

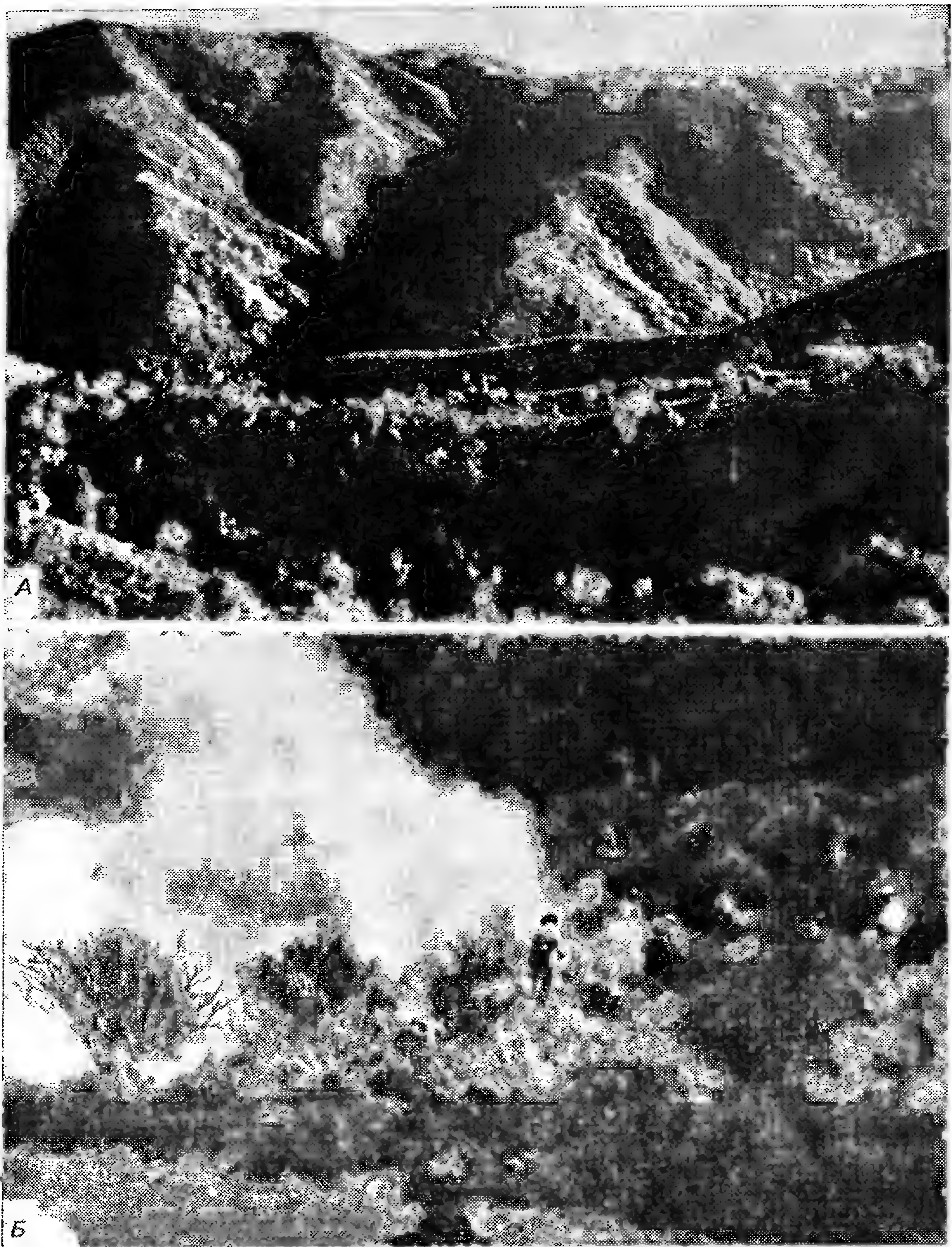


Рис. П.8. *А*. Общий вид поросших чапаралем холмов в Калифорнии. *Б*. Борьба с небольшим пожаром в растительности пирогенного типа.

тительность от прибрежного чапараля, в котором преобладают кустарники, до «широколиственно-склерофильных» лесов, в которых преобладают вечнозеленые деревья небольшой или средней величины. «Картина» климата одной из областей с зимними дождями дана на рис. 5.14. Сообщества чапараля широко распространены в Калифорнии и Мексике, по берегам Средиземного моря, в Чили и вдоль южного берега Австралии. В зависимости от области и местных условий доминировать могут многие виды растений. Все виды обладают микоризой, и у многих имеются клубеньки с азотфиксирующими актиномицетами. Оба варианта мутуализма способствуют выживанию в жестких условиях среды. Пожары — важный фактор, способствующий доминированию кустарника, а не деревьев. Чапараль как пример «пирогенной экосистемы» и циклического климакса рассматривался в гл. 5, с. 314, гл. 7, с. 107, и гл. 8, с. 172.

В Калифорнии чапараль покрывает склоны и каньоны на площади 2—3 млн. га. Обычными кустарниками являются чамисо (*Adenostoma*) и толокнянка (*Arctostaphylos*), которые образуют густые заросли; характерны также разные виды вечнозеленых дубов и других кустарников и деревьев. Дождливый сезон, когда происходит рост, продолжается обычно с ноября по май. В чапарале в этот период живут чернохвостый олень и многие птицы; с наступлением жаркого сухого лета они откочевывают к северу или в горные районы. Постоянно живущие в чапарале позвоночные невелики и имеют тусклую окраску, гармонирующую с низкорослым лесом. Характерны мелкий кролик Бахмана (*Sylvilagus bachmani*), древесные крысы, бурундуки, ящерицы, мелкие воробьиные и тауи. К концу вегетационного сезона плотность популяции гнездящихся птиц и размножающихся насекомых бывает довольно высокой; в конце сезона роста, когда высыхает растительность, численность популяций уменьшается. Именно в этот сезон часто возникают пожары, которые с невероятной быстротой очищают склоны (и пригородные районы в южной Калифорнии). После пожара с первыми дождями в чапарале начинают усиленно расти кустарники, достигая за 15—20 лет максимальной величины.

Жестколистные леса в средиземноморских областях с зимними дождями носят местное название «маки»; в Австралии подобная растительность с доминирующими деревьями и кустарниками из рода *Eucalyptus* называется «мали-скрэб». Не удивительно, что австралийские эвкалипты хорошо себя чувствуют в Калифорнии, куда их активно интродуцировали и где они в значительной степени заменили в городах местные виды древесной растительности.

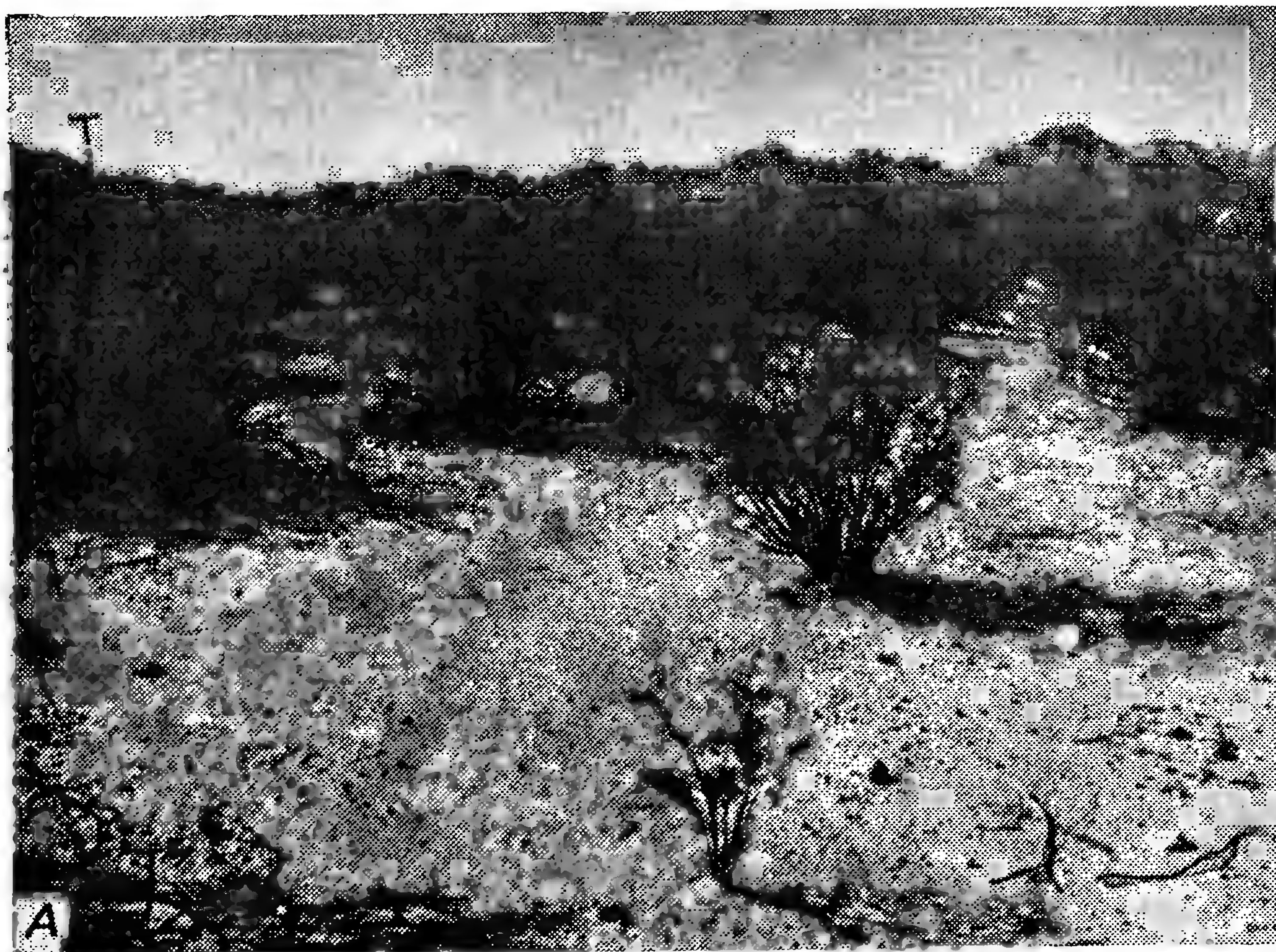




Рис. П.9. Три типа пустынь на западе Северной Америки. *А*. Низинная «жаркая» пустыня на юге Аризоны с преобладанием креозотового кустарника (*Larrea*). Обратите внимание на характерную форму роста пустынных кустарников (многочисленные ветви ответвляются на уровне земли) и на довольно равномерное распределение кустов. (Фотография R. R. Humphrey.) *Б*. Пустыня в Аризоне, расположенная на несколько большей высоте с несколькими формами кактусов, разнообразными пустынными кустарниками и небольшими деревьями. Это одно из мест, выбранных для междисциплинарного изучения по МБП. (Фотография R. H. Chew.)



В. «Холодная» пустыня на востоке шт. Вашингтон с преобладанием полыни (*Artemisia*). Фотография сделана весной во время максимума первичной продукции, когда почва между кустами и вокруг них покрыта ковром однолетних злаков и трав. Показан момент эксперимента с введением радиоактивной метки, проводимого для получения сравнительных оценок потребления элементов питания кустарниками и однолетниками. (Фотография Hanford Atomic Products Operation.)

Пустыни (рис. П. 9)

Пустыни встречаются в общем в тех областях, где в год выпадает меньше 250 мм осадков. Иногда к пустыням относят области и с большим количеством осадков, но эти осадки распределены очень неравномерно (рис. П.9). Скудость осадков может быть вызвана: 1) высоким субтропическим давлением (Сахара и австралийские пустыни); 2) географическим положением в области «дождевой тени» (пустыни на западе Северной Америки; см. рис. 5.11); 3) большой высотой местности (пустыни Тибета и Боливии, Гоби). В большинстве пустынь в течение года выпадает какое-то количество дождей, и имеется хотя бы редкая растительность, если эдафические условия субстрата не оказываются очень неблагоприятными (например, подвижные песчаные дюны, барханы). По-видимому, единственные места, где дождей выпадает очень мало или они не выпадают совсем, — это центральная Сахара и пустыня на севере Чили. Характеристики климата пустыни Нью-Мексико приведены на рис. 5.14 (см. также рис. П.2).

Вальтер (Walter, 1954) измерил чистую продукцию ряда пустынных и полупустынных сообществ, расположенных вдоль градиента количества осадков в юго-западной Африке. Оказалось, что годовая продукция сухого вещества представляет собой линейную функцию количества осадков. Это иллюстрирует «жесткость» действия влажности как главного (ведущего) лимитирующего фактора. Чистая годовая первичная продукция составляет в пустынях менее 1000 кг сухого вещества с гектара, или около 200 ккал/м^2 (см. рис. 3.7 и табл. 3.7).

В условиях орошения пустынь, когда вода перестает быть лимитирующим фактором, первостепенное значение приобретает тип почвы. Если текстура почвы и содержание элементов питания в ней благоприятны, то вследствие обилия солнечного света оводненные пустыни могут быть крайне продуктивными. Однако из-за высокой стоимости строительства и эксплуатации ирригационных систем удельная стоимость выращенной продукции может быть очень высокой. Через такую экосистему нужно пропускать очень большие количества воды, в противном случае в почве будут накапливаться соли (вследствие высокой скорости испарения), которые станут лимитировать продуктивность. По мере «старения» орошаемой экосистемы потребности в воде растут. Это вызывает «спираль инфляции»; возникает необходимость в строительстве новых водоводов, что увеличивает стоимость продукции и ведет к более интенсивной эксплуатации подземных и горных водных ресурсов. В пустынях Старого Света легко найти развалины древних оросительных систем. Во многих случаях никто не знает, почему они пришли в упадок и почему «райские сады» опять превратились в пустыню. Эти руины должны служить нам по меньшей мере напоминанием того, что орошенная пустыня не будет процветать бесконечно, если игнорировать основные законы развития экосистемы.

Существуют три жизненные формы растений, адаптированные к пустыням: 1) однолетники, избегающие засухи тем, что они растут только при достаточной влажности (см. т. 1, с. 267); 2) суккуленты, такие, как кактусы, характеризующиеся сохраняющим влагу САМ-фотосинтезом (т. 1, с. 46) и накапливающие воду; 3) пустынные кустарники, у которых многочисленные отходящие от короткого основного ствола ветви несут мелкие толстые листья. Во время длительного засушливого сезона эти листья опадают. Пустынные кустарники всего мира весьма сходны по внешнему виду, хотя могут принадлежать к различным таксономическим группам (еще один четкий пример экологической эквивалентности).

Для пустынных кустарников характерно очень своеобразное распределение: редкие отдельные растения разбросаны далеко друг от друга с обширными пустынными пространствами между

ними. В некоторых случаях определенную роль в поддержании дистанции между растениями играют антибиотики. Однако всегда разреженность снижает конкуренцию за скудные ресурсы, иначе интенсивная конкуренция за воду могла бы привести к гибели или задержке роста всех растений.

На основе температурного режима удобно различать два типа пустынь: жаркие и холодные, хотя такая классификация несколько произвольна. Доминирующий вид в жаркой пустыне на юго-западе Северной Америки представлен креозотовым кустарником *Larrea*, а в расположенных севернее холодных пустынях Большого Бассейна — полынью (*Artemisia*). В южных областях широко распространен также колючий шалфей (*Franseria*), тогда как на высокогорьях, где влаги немного больше, характерными компонентами являются гигантский кактус *Sahuaro* и пало верде. Восточнее к пустынным кустарникам примешивается большое количество злаков и пустыня переходит в полупустыню. В холодных пустынях, особенно на щелочных почвах внутренних водосборных бассейнов, обширные площади заняты солянками сем. Chenopodiacea, в частности видами родов *Atriplex, Grayia, Eurotia, Sarcobatus*.

Солянки не менее широко распространены в аридных районах и других частей света. В мексиканской пустыне наибольшего развития достигает жизненная форма суккулентов, включая кактусы, древовидные юкки и агавы. Некоторые их виды проникают в кустарниковые пустыни Аризоны и Калифорнии, но в холодных пустынях такая жизненная форма не имеет смысла. Однолетние травы и злаки создают замечательное зрелище во всех пустынях во время короткого влажного периода. Обширные участки «голого грунта» пустынь не обязательно лишены растений. Здесь могут существовать мхи, водоросли и лишайники; на песках и других типах тонкодисперсной почвы они образуют стабилизирующую корку. Сине-зеленые водоросли (часто в составе лишайников) имеют большое значение как фиксаторы азота.

Животные пустыни, как и растения, по-разному адаптированы к недостатку воды. Пресмыкающиеся и некоторые насекомые «преадаптированы», так как они обладают непроницаемыми покровами и выделяют сухие экскреты (мочевую кислоту и гуанин). Пустынные насекомые защищены от испарения особыми водонепроницаемыми при высокой температуре веществами. Полностью устранить испарение с поверхности дыхательных путей невозможно, однако у пустынных насекомых оно сведено к минимуму благодаря особой системе внутренних дыхалец. Следует заметить, что образование метаболической воды (в результате расщепления углеводов), которое часто бывает единственным ее источником, само по себе не является адаптацией. Адаптация состоит в способности сохранять эту воду или, как это наблюдается у жуков-

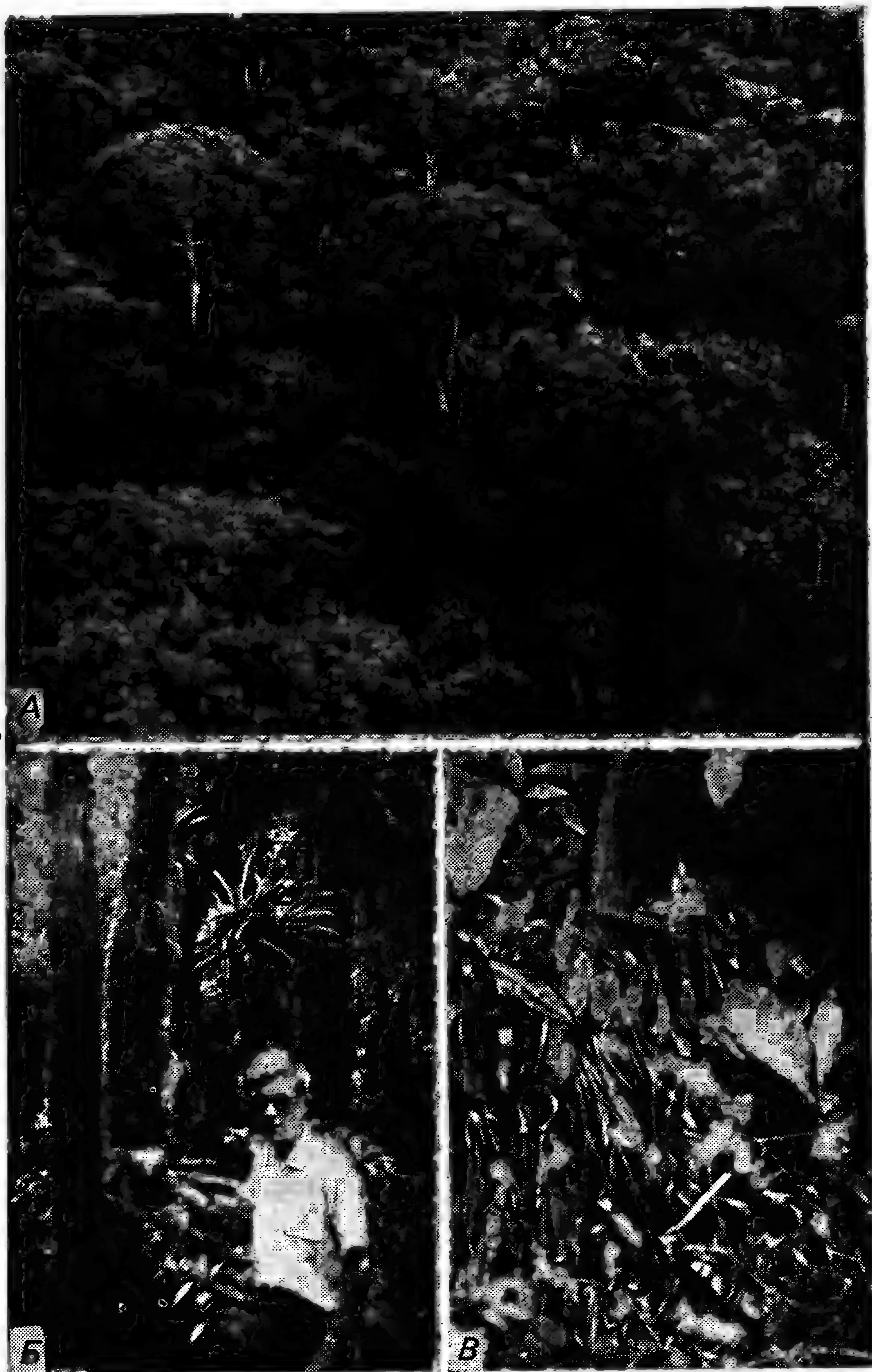


Рис. П.10. Тропические леса. *А*. Вид сверху на листопадный низинный лес в Панаме. Выделяются высокие деревья с белыми стволами, теряющие листву в сухой сезон; они возвышаются над пологом широколиственных вечнозеленых деревьев и пальм. (Фотография G. Child, Институт экологии, университет шт. Джорджия.) *Б*. Горный дождевой лес в Пуэрто-Рико. Видно обилие эпифитов, что характерно для дождевых горных лесов во влажных тропиках. (Фотография E. P. Odum.) *В*. Крупным планом показано основание ствола дерева в том же горном лесу в Пуэрто-Рико; видна масса мелких надземных корней, которые проникают в подстилку (а не в почву, как в лесах умеренной зоны). (Фотография E. P. Odum.)

чернотелок (характерных обитателей пустыни), в способности к усиленному образованию метаболической воды при низкой влажности. Млекопитающих как группу нельзя считать хорошо адаптированными к условиям пустыни, так как они выделяют мочевину, что связано с потерей большого количества воды. Все же некоторые виды приобрели удивительные вторичные адаптации. К таким млекопитающим в Новом Свете принадлежат грызуны из сем. Heteromyidae, особенно кенгуровая крыса (*Dipodomys*) и карманчиковая мышь (*Perognathus*), а в пустынях Старого Света — тушканчики (*Dipus* сем. Dipodidae). Эти животные могут неопределенно долго существовать на сухих семенах и вовсе не нуждаться в воде для питья. Днем они остаются в норах и сохраняют воду, выделяя очень концентрированную мочу и не расходуя воду на терморегуляцию. Следовательно, адаптация этих животных к жизни в пустыне носит не только физиологический, но и поведенческий характер. Другие пустынные грызуны, например древесные крысы (*Neotoma*), не могут существовать исключительно на сухой пище, но выживают в некоторых частях пустыни, поедая суккулентные кактусы или другие запасающие воду растения. Должен пить даже верблюд, но верблюды могут длительное время обходиться без воды потому, что их ткани устойчивы к повышению температуры тела и к такой степени дегидратации, которая была бы смертельна для большинства животных. (Кстати, верблюды не запасают воду в своих горбах, как это принято считать.)

Полувечнозеленые сезонные тропические леса (рис. П. 10, *А*)

Сезонные тропические леса, в том числе муссонные леса тропической Азии, произрастают в областях с влажным тропическим климатом, где выражен сухой сезон, во время которого некоторые или все деревья теряют листву (в зависимости от продолжительности и резкости сухого сезона). Ключевым фактором здесь являются строгие сезонные колебания в выпадении довольно обильных в течение года осадков. Там, где продолжительность сухого и влажного периодов примерно одинакова, сезонность проявляется так же, как в листопадном лесу умеренной зоны, причем «зима» здесь соответствует сухому сезону. В сезонном лесу Панамы, показанном на рис. П.10, *А*, крупные, возвышающиеся над пологом деревья теряют листву во время сухого сезона, а пальмы и другие деревья из нижних ярусов сохраняют листья (отсюда термин «полувечнозеленый»). По своему видовому богатству сезонные тропические леса занимают второе место после дождевых лесов.

Тропические дождевые леса (рис. П. 10, *Б* и *В*)

Разнообразие жизни достигает, по-видимому, максимума в широколиственных вечнозеленых дождевых тропических лесах, которые расположены на малых высотах полосой вдоль экватора. Дождей выпадает от 2000 до 2250 мм в год; в течение года отмечается один или несколько относительно «сухих» сезонов (120—130 мм в месяц или меньше). Дождевые леса встречаются в трех главных областях: 1) бассейны Амазонки и Ориноко в Южной Америке (крупнейший сплошной лесной массив) и Центральноамериканский перешеек; 2) бассейны Конго, Нигера и Замбези в Центральной и Западной Африке и Мадагаскар; 3) области Индо-Малайская и Борнео—Новая Гвинея. Эти области отличаются друг от друга по видовому составу (так как находятся в разных биогеографических областях), но сходны по структуре и экологии лесов. Различия в температуре между зимой и летом выражены не столь сильно, как между ночью и днем. Сезонная периодичность размножения и других жизненных функций растений и животных в значительной степени связана с колебаниями количества осадков или же регулируется внутренними ритмами. Например, некоторые деревья сем. Winteraceae растут непрерывно, тогда как для других видов этого же семейства характерен периодический рост с образованием годичных колец. Птицы дождевого леса также, по-видимому, нуждаются в периоде «покоя», поскольку размножение у них часто происходит с периодичностью, которая не связана с сезонами. Дождевой лес характеризуется очень сильно выраженной ярусностью. Деревья обычно формируют три яруса: 1) редкие очень высокие деревья, которые возвышаются над общим уровнем полога; 2) полог, образующий сплошной вечнозеленый покров на высоте 25—35 м; 3) нижний ярус, который становится густым только там, где имеются просветы в пологе. Корни у высоких деревьев неглубокие; утолщенная нижняя часть ствола выполняет функцию «контрфорса». Изобилие лазящих растений, в частности древесных лиан и эпифитов, таково, что они часто скрывают контуры деревьев. Следует особо упомянуть «фикус-душитель» и другие деревянистые лианы. Число видов растений очень велико; часто на нескольких гектарах можно встретить больше видов деревьев, чем во флоре всей Европы.

В отличие от лесов умеренной зоны, где жизнь приурочена к надпочвенному уровню, в дождевом лесу значительно большая доля животных обитает в верхних ярусах растительности. Например, в Британской Гвиане на деревьях живет больше 50% млекопитающих. Кроме древесных млекопитающих здесь в изобилии встречаются хамелеоны, игуаны, гекконы, древесные змеи, лягушки и птицы. Важную экологическую роль играют муравьи и

прямокрылые, а также дневные и ночные бабочки. В таких лесах широко распространен симбиоз между животными и эпифитами. По отношению к фауне также справедливо утверждение, что она, как и флора, необычайно богата видами. Например, на 15 км^2 в Барро-Колорадо, хорошо изученном участке дождевого леса в зоне Панамского канала, насчитывается 20 000 видов насекомых, тогда как на территории всей Франции их всего несколько сотен. Разнообразные архаичные типы животных и растений выжили в многочисленных экологических нишах неизменяющейся среды. Многие ученые полагают, что для тропического леса характерна высокая скорость эволюционных изменений и видообразования, поэтому такие леса стали местом возникновения многих видов, вошедших позднее в состав более северных сообществ. В настоящее время ученые всего мира озабочены необходимостью сохранения больших пространств тропических лесов в качестве «ресурса генов» (см. с. 146—150).

Основной источник пищи животных в тропических лесах — плоды и термиты. Обилие птиц в этих лесах объясняется тем, что многие из них растительноядные; это питающиеся плодами попугаи, птица-носорог, туканы, котинги, трогоны и райские птицы. Поскольку «чердаки» джунглей перенаселены, многие птицы вьют себе висячие гнезда, а насекомые строят висячие коконы, что спасает их от армии муравьев и других хищников. Хотя известно несколько видов ярких птиц и насекомых, обитающих в более открытых местах, основная масса животных дождевого леса неприметна, и многие из них ведут ночной образ жизни.

В горных районах тропиков расположен *горный дождевой лес*, который представляет собой разновидность низинного дождевого леса с некоторыми характерными особенностями. По мере продвижения в горы лес становится все более низкорослым, и эпифиты составляют все большую долю автотрофной биомассы; эта тенденция достигает кульминации в *карликовом лесу горной гилеи*. Функциональная классификация дождевых лесов может быть основана на *дефиците насыщения*, так как он определяет транспирацию, от которой в свою очередь зависит биомасса корней и высоты деревьев. Еще одна разновидность дождевого леса встречается вдоль берегов затапливаемых речных долин; это так называемый *галерейный лес*, или *прибрежный лес*.

Замечательным свойством дождевых лесов является эффективный прямой возврат в круговороты биогенных элементов, осуществляемый мутуалистическими микроорганизмами. Именно благодаря этому на скудных почвах леса́ растут так же пышно, как и на более плодородных. Эта особенность более подробно обсуждалась в гл. 4, разд. 7.

На местах, где дождевой лес уничтожен, часто развивается вторичный лес, в состав которого входят хвойные деревья, такие,

как *Musanga* (Африка), *Cecropia* (Америка) и *Macoranga* (Малайзия). Вторичный лес выглядит пышным, но совершенно отличается от девственного леса как экологически, так и флористически. «Климакс» возвращается обычно очень медленно, особенно на песчаных и других бедных минеральным питанием почвах, так как все элементы питания первоначального леса были утрачены в результате изъятия биомассы и нарушения микробиологической сети их возврата в круговорот.

Вопрос о том, как осваивать дождевые леса, продолжает порождать противоречия и крушения планов как тех, кто видит в этих лесах последнюю границу на пути колонизации, так и тех, кто рассматривает их как потенциальный источник богатства. Огромная величина деревьев ввела в заблуждение ранних европейских исследователей Амазонки, предположивших, что это свидетельствует о плодородии почвы. Поэтому последовали многочисленные безуспешные попытки создать на месте дождевого леса сельскохозяйственную или лесную индустрию. Несмотря на неудачи, предприниматели и правительства продолжают попытки приспособить сельскохозяйственную и лесную технологию умеренной зоны к районам дождевого тропического леса, хотя эта технология здесь определенно не годится. В конце 60-х годов миллиардер Д. К. Людвиг заполучил в Бразильской Амазонии (Жáра) участок площадью примерно с Коннектикут. Он сплавил зрелый лес на целлюлозно-бумажные фабрики и превратил его в плантации экзотических видов. Джордан (Jordan, 1982) так комментирует это дорогостоящее предприятие: «Теперь, спустя менее 15 лет после начала осуществления проекта, он потерпел провал. Еще есть возможность отказаться от мнения, что проблема связана с почвами. В неудаче повинно скверное (экономическое) управление». По мнению Джордана, лучший способ использования лесных ресурсов — организация вырубок в виде полос, так, чтобы не оказался сильно нарушенным запас биогенов в корневых подушках и чтобы обсеменение от ненарушенных прилежащих участков позволило быстро восстановиться лесу на местах вырубок. Сходным образом можно организовать и садоводство. Ясно одно, что человек должен строить свои проекты с использованием адаптаций региональных экосистем, а не в противоречие им.

Тропический скрэб, или колючее редколесье

Там, где условия влажности промежуточны между пустыней и саванной, с одной стороны, и сезонным или дождевым лесом — с другой, можно встретить тропический скрэб, или колючее редколесье. Такая растительность занимает большие площади в

центре Южной Африки, в юго-западной Африке и в части юго-западной Азии. Ключевой климатический фактор здесь — неблагоприятное распределение вполне достаточных в целом осадков. Колючие леса, которые в Африке или Австралии часто называют «бушами», а в Бразилии — «каатингами», состоят из некрупных лиственных деревьев, которые нередко бывают колючими и причудливо изогнутыми: эти деревья покрыты мелкими листьями, опадающими в сухие сезоны. Деревья могут образовывать как густые насаждения, так и быть редко рассеянными или образовывать группу. В некоторых случаях не всегда можно точно определить, является ли колючее редколесье в данной области природным или оно возникло благодаря многолетним выпасам скота.

Зональность в горах (рис. П. 11)

Распределение биотических сообществ в горных областях носит своеобразный характер, как этого и следовало ожидать, учитывая разнообразие физических условий. Основные сообщества расположены обычно в виде неправильных поясов, часто с очень узкими экотонами. Мелкомасштабная карта, подобная приведенной на рис. П.1, не может передать эти особенности. На какой-

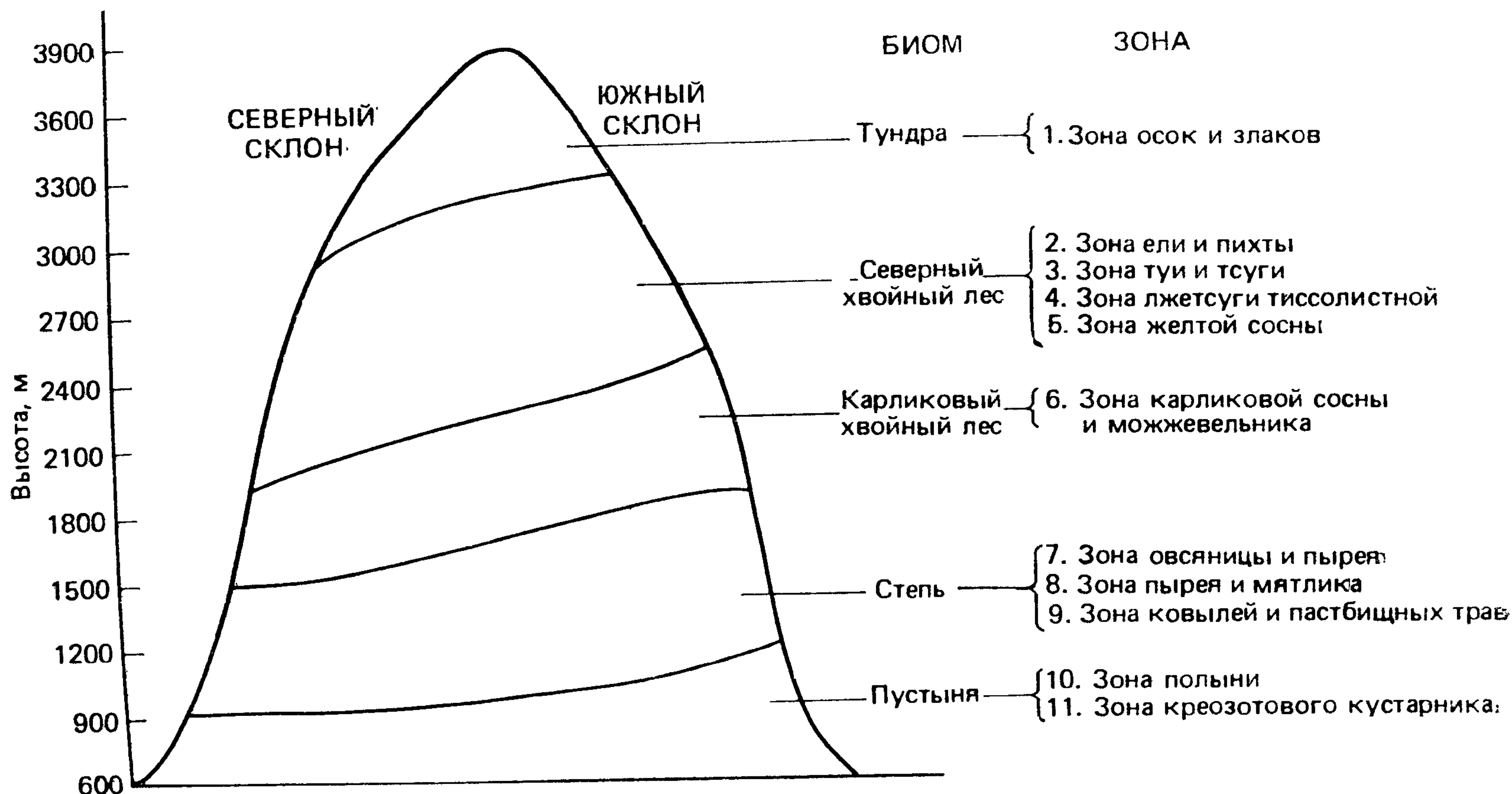


Рис. П.11. Вертикальная зональность в горах на западе Северной Америки. Схема не относится к какой-либо определенной горе, а показывает общую картину, характерную для всего центрального (так называемого «межгорного») района Скалистых гор в шт. Юта. К северу, югу, востоку или западу этого района зональность может быть несколько иной. Так, к северу и востоку отсутствуют зона креозотового кустарника и зона карликовой сосны и можжевельника. Между степью и северным хвойным лесом на западе располагаются различные зоны биома чапараля и на востоке — зона дуба и *Cercocarpus montanus*.

либо конкретной горе могут быть представлены четыре или пять главных биомов с многими зональными подразделениями (рис. П.11). Следовательно, здесь имеется более тесный контакт между биомами и более активный обмен между биотами, чем в равнинных областях. Вместе с тем сходные сообщества в горах изолированы друг от друга в большей степени, так как горы редко образуют непрерывную цепь.

В общем многие виды, характерные для широких равнинных вариантов биомов, столь же характерны и для вытянутых наподобие поясов горных «фаз». Вследствие изоляции и особенностей рельефа многие другие виды и вариететы присущи только горным сообществам. Как показано на рис. П.11, высотные границы зон расположены выше на более теплом южном склоне и ниже — на северном.

2. Пресноводные экосистемы

Пресноводные местообитания удобно подразделять на три группы:

1. Стоячие воды или лентические (лат. lenis — спокойный) экосистемы — озера и пруды.

2. Текучие воды или лотические (лат. lotus — омывающий) экосистемы — родники, ручьи и реки.

3. Заболоченные участки с колеблющимся уровнем воды часто по сезонам, но возможно и от года к году — марши и болота.

Типы этих местообитаний приведены на рис. П.12. Грунтовые воды, хотя они и образуют очень большой пресноводный резервуар и представляют собой очень важный для людей ресурс (гл. 5, разд. 4), в общем не считаются экосистемой, так как они безжизненны или населены очень слабо (иногда бактериями). Грунтовые воды связаны с тремя главными поверхностными экосистемами (см. рис. 4.10) и, таким образом, представляют собой среду на входе и среду на выходе для этих экосистем.

По сравнению с морскими и наземными местообитаниями пресноводные местообитания занимают сравнительно малую часть поверхности Земли, но их значение для человека поистине огромно. Это объясняется рядом причин.

1. Пресные воды — самый удобный и самый дешевый источник воды для бытовых и промышленных нужд. (Мы можем и, по-видимому, будем получать большую часть пресной воды из моря, но стоимость такой воды чрезвычайно высока, если учесть расход энергии для опреснения и возрастающее при этом засоление среды.)

2. Пресные воды — узкое место планетарного гидрологического цикла (см. рис. 4.9, *Б*).

3. Пресноводные экосистемы наряду с лиманами и эстуариями представляют собой самую удобную и дешевую систему третичной переработки отходов. Почти все без исключения крупнейшие города мира расположены на больших реках, озерах или лиманах, которые служат бесплатными коллекторами. Человек настолько злоупотреблял использованием этого природного ресурса, что теперь уже стала очевидной необходимость прилагать значительные усилия для немедленного уменьшения возникшего стресса. В противном случае вода станет *основным* лимитирующим фактором для человека как биологического вида (т. 1, с. 289).

Вода обладает рядом уникальных термодинамических свойств, способствующих уменьшению температурных колебаний; таким образом, диапазон различных изменений в воде меньше и происходят они медленнее, чем в воздухе. Самые важные из этих термодинамических свойств воды следующие:

1. Высокая удельная теплоемкость. Это значит, что для изменения температуры воды требуется относительно большое количество тепла. Для повышения температуры 1 мл воды (1 г) на 1 °С (от 15 до 16 °С) необходимо затратить 1 кал тепла. Только аммиак и немногие другие вещества обладают удельной теплоемкостью больше 1.

2. Большая скрытая теплота плавления. Для превращения 1 г льда в воду необходимо затратить 80 кал (столько же тепла выделяется при замерзании воды без изменения температуры).

3. Самая высокая из известных скрытая теплота парообразования. При испарении (а оно происходит более или менее постоянно с поверхности растений, воды и льда) 1 г воды поглощается 536 кал. Значительная часть поступающей солнечной энергии в экосистемах всего мира расходуется на испарение воды (см. гл. 3, разд. 1). Этот поток энергии смягчает климат и делает возможным существование жизни во всем ее фантастическом разнообразии.

4. Наибольшей плотностью вода обладает при 4 °С; при температурах выше или ниже 4 °С вода расширяется и, следовательно, становится легче. Это уникальное свойство предохраняет озера от промерзания до дна.

Лентические экосистемы (озера и пруды)

Большинство пресных водоемов, которые заполнены сейчас стоячей водой, в геологическом смысле молоды. Жизнь прудов продолжается от нескольких недель или месяцев (маленькие временные пруды) до нескольких сотен лет (большие водоемы). Очень немногие озера, например озеро Байкал в России, являются древними, большинство же крупных озер образовалось не раньше ледникового периода. Можно ожидать, что пресноводные экосис-

темы изменяются во времени со скоростью, более или менее обратно пропорциональной их размеру и глубине. Географическая разобщенность пресноводных водоемов способствует видообразованию, однако отсутствие изоляции во времени препятствует этому процессу. Вообще говоря, видовое разнообразие в пресноводных сообществах невелико, и многие таксоны (виды, роды, семейства) широко распространены в пределах континентов и даже на смежных континентах. Более подробно пруд как экосистема, удобная вследствие малых размеров при изучении вводного курса экологии, рассматривался в гл. 2, разд. 7. Характерной чертой озер и крупных прудов является четкая зональность и стратификация. В типичном случае мы можем различить *литоральную зону*, где встречаются прибрежные укореняющиеся растения, *лимническую зону*, или зону открытой воды, где доминирует планктон, и глубоководную *профундальную* зону, где живут только гетеротрофы. В областях с умеренным климатом озера часто становятся стратифицированными летом и зимой, что вызывается нагреванием и охлаждением воды. Более теплые верхние слои в озере, или *эпилимнион* (греч. limnion — озеро), временно изолируются от охлажденных глубинных вод, или *гиполимниона*, зоной *термоклина*, которая служит преградой для обмена различными веществами. Вследствие этого запасы кислорода в гиполимнионе и биогенных элементов в эпилимнионе истощаются. Весной и осенью, когда температура всей водной массы выравнивается, происходит перемешивание. «Цветение» фитопланктона часто происходит именно после этих перемешиваний, поскольку в фотической (освещенной) зоне становятся доступными придонные биогены. В странах с теплым климатом перемешивание происходит только один раз в году (зимой), в тропиках процесс перемешивания происходит постепенно или нерегулярно.

Первичная продукция экосистем со стоячей водой зависит от химической природы бассейна и от природы поступающих с притоками и с суши веществ; обычно она связана с глубиной обратной зависимостью. Следовательно, урожай рыбы с единицы водной поверхности выше в мелких, чем в глубоких озерах (см. табл. 3.10), однако в глубоких рыба бывает крупнее. На основе продуктивности озера часто подразделяются на олиготрофные (малокормные) и эвтрофные (кормные). Парадокс состоит в том, что с точки зрения хозяйственного и рекреационного использования биологически бедные озера предпочтительнее высокопродуктивных. В одних частях биосферы люди увеличивают плодородие озер для нужд собственного питания, тогда как в других частях они сдерживают плодородие (удаляя биогены, отравляя растения и т. д.) для сохранения красоты окружающей природы. Плодородные зеленые пруды, которые могут давать много рыбы, не считаются подходящими для отдыха и купания.

При строительстве искусственных прудов и озер (водохранилищ) человек изменяет ландшафт в тех регионах, где нет природных водоемов. В США почти при каждой ферме сейчас имеется пруд, и почти на каждой реке построено водохранилище. Многие такие искусственные водоемы приносят доход, но идея строительства водохранилищ может завести слишком далеко; затопление плодородных земель, которые дают намного больше продуктов питания, чем водохранилища, не всегда лучший способ длительного землепользования. В стоячих водах загрязнения окисляются в общем менее эффективно, чем в проточных. Если водосборный бассейн не покрыт хорошей растительностью, осадки, образующиеся в результате эрозии, могут заполнить весь водоем за время жизни одного поколения. Поэтому, прежде чем строить новые водохранилища, следует проводить очень тщательный анализ всех затрат и выгод.

Тепловой бюджет водохранилищ может сильно отличаться от бюджета природных озер, что зависит от конструкции плотины. Если водосброс, как на плотинах гидроэлектростанций, придонный, то вниз по течению экспортируется холодная вода, богатая биогенными элементами и бедная кислородом, тогда как теплая вода задерживается в водохранилище. Водохранилище в этом случае работает как *ловушка тепла и экспортер биогенных элементов* в противоположность природным озерам с поверхностным водосливом, которые, таким образом, функционируют как *ловушка биогенов и экспортер тепла.* Характер водосброса, следовательно, сильно влияет на условия вниз по течению.

Лотические экосистемы (ручьи и реки)

В общем различия между текучими и стоячими водами сконцентрированы вокруг триады условий: 1) течения, являющегося значительно более важным контролирующим и лимитирующим фактором; 2) обмена между сушей и водой, относительно более интенсивно выраженного в реках, в результате чего в реке создаются более «открытая» экосистема и «гетеротрофный» тип метаболизма сообщества, особенно если река невелика; 3) концентрации кислорода, которая в реке обычно выше, его более равномерного распределения и более слабо выраженной (или отсутствующей вовсе) термической стратификации; исключения составляют большие медленно текущие реки.

Вдоль «речного континуума» происходят изменения метаболизма сообщества, биотического разнообразия и размера частиц от истоков до устья, как показано на рис. 4.11. На протяжении конкретного речного потока выявляются обычно две зоны:

1. Перекаты: участки с достаточно быстрым течением. Дно свободно от ила и обломочных материалов, вследствие чего по-

верхность его твердая. В этой зоне обитают специализированные организмы, которые прочно прикрепляются или прилипают к субстрату (как личинки веснянок и ручейников), или хорошие пловцы, способные плыть против течения (форель, дартер и т. д.).

2. Плёсы: глубоководные участки с медленным течением, в результате чего ил и песок оседают на дно, образуя мягкий субстрат. Такие условия благоприятны для жизни роющих и плавающих животных, укореняющихся растений и на больших плёсах — развития планктона. Сообщества плёсов крупных рек напоминают прудовые.

В верховьях реки обычно вымывают породу, врезаясь в субстрат, в результате чего дно чаще бывает твердым. В нижнем течении реки взвесь обычно оседает, формируются заливные долины и дельта, которые часто бывают крайне плодородными.

По химическому составу воды Ливингстон (Livingstone, 1963) подразделяет реки мира на два типа: 1) жестководные, или карбонатные, реки, содержащие 100‰ или более растворенных неорганических веществ, и 2) мягководные, или хлоридные, реки, где растворенных веществ менее 25‰.

Химизм воды карбонатных рек определяется преимущественно выветриванием скальных пород, а доминирующий фактор, определяющий химизм хлоридных рек, — атмосферные осадки. Еще один тип рек, характерный для теплых низменностей, — гумусовые, или «черные», реки с высокой концентрацией растворенных органических веществ.

Ряд превосходных исследований, проведенных преимущественно на рыбах, по энергетике пищевых цепей в реках был выполнен, например, Алленом (Allen, 1951), Хортоном (Horton, 1961), Камминсом (Cummins, 1974) и на р. Темзе Манном (Mann, 1965).

Несмотря на малочисленность родников и источников и небольшое пространство, занимаемое ими, изучение их чрезвычайно важно. Источники послужили объектом изучения целостных экосистем; к числу лучших исследований следует отнести исследования крупных известковых источников во Флориде (H. T. Odum и сотрудники), маленьких холодных родников в Новой Англии (Teal, Tilly) и горячих источниках в Йеллоустоне (Wiegert, Brock и сотрудники).

Заболоченные пресноводные участки (марши и болота) (рис. П. 12, А)

Заболоченными участками называются любые пространства, которые хотя бы часть года покрыты пресной водой. Почвы здесь насыщенны водой постоянно или на протяжении части года. Ключевой фактор, определяющий продуктивность и видовой состав



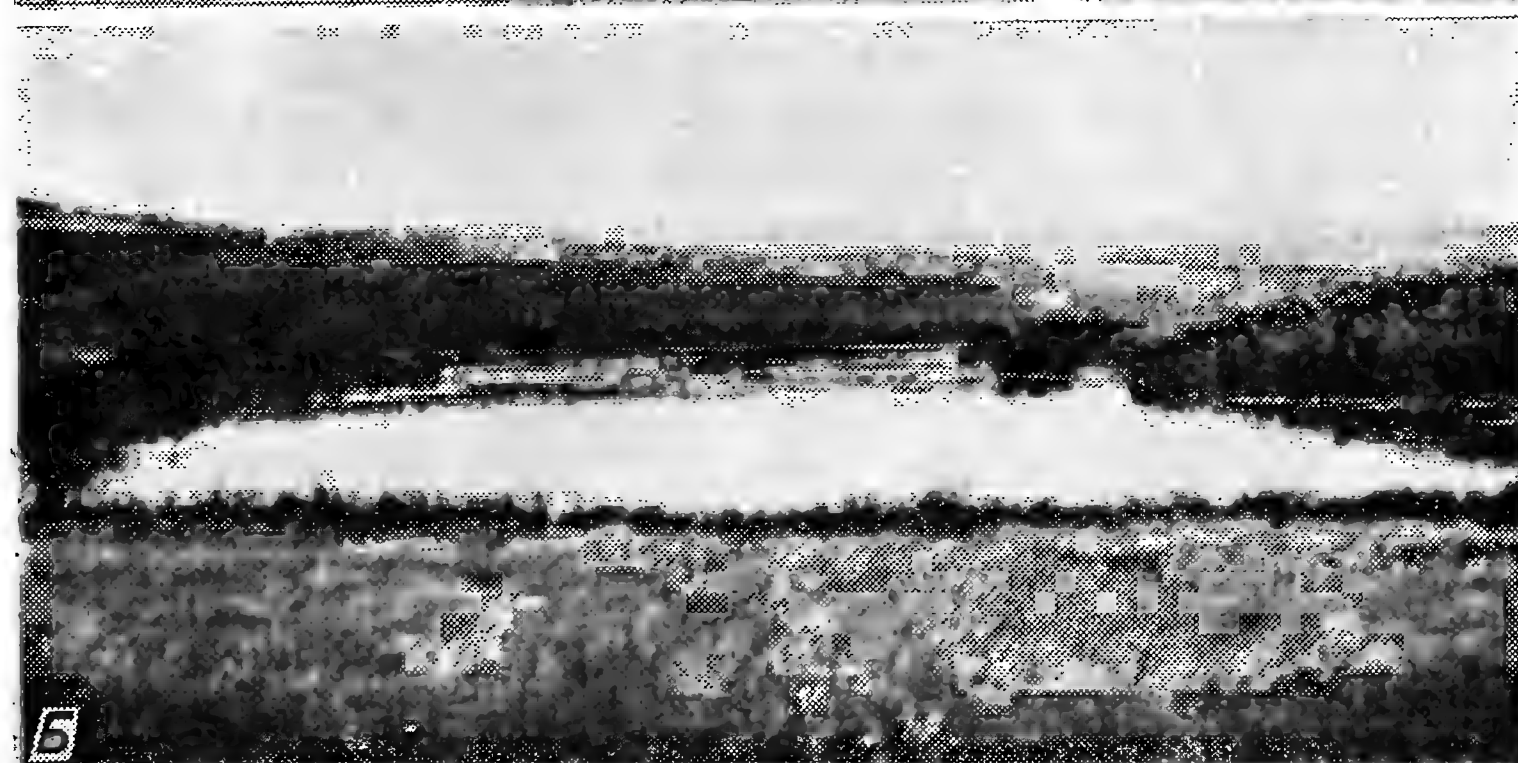




Рис. П.12. Три пресноводных экосистемы. *А*. Болото; пресноводный марш в национальном резервате Сакраменто, шт. Калифорния, где в зарослях водной и полуводной растительности находят убежища и обильный корм стаи диких гусей. *Б*. Лентическая экосистема; природный пруд в зоне степей в западной Канаде. *В*. Лотические экосистемы; слияние двух рек на севере Нью-Джерси. Водосбор реки, находящейся внизу в центре фотографии, защищен травянистой и древесной растительностью; река, текущая слева, загрязнена илом в результате плохого ведения сельского хозяйства (*А* и *Б* — Department of Interior, Fich and Wildlife Service; *В* — U.S. Soil Conservation Service.)

этих сообществ, — *гидропериод*, т. е. периодичность колебаний уровня воды. Роль потока воды как вклада в энергетику обсуждалась в гл. 3, разд. 3, и в гл. 5, разд. 4. Связь между продуктивностью и гидропериодом в заболоченных лесах была схематически показана на рис. 5.16. В соответствии с этим заболоченные местообитания можно отнести к «экосистемам, импульсная стабильность которых обеспечивается колебаниями уровня воды» (как и морские литоральные и эстуарные экосистемы, гл. 8, разд. 7).

Болота представляют собой очень открытые системы; их удобно классифицировать по степени связи либо с более глубокими водоемами, либо с наземными экосистемами, либо с теми и другими вместе.

1. Речные болота, расположенные в низких депрессиях и заливных долинах, связанных с реками. Одни из самых продуктивных природных экосистем — низинные лиственные леса в долинах больших рек и пресноводные литоральные марши вдоль низовьев больших равнинных рек у берега моря.

2. Озерные болота, которые соединены с озерами, прудами или каналами запруженных рек. Они периодически заполняются водой, когда ее уровень повышается в этих глубоководных водоемах.

3. Собственно болота — это верховые и низинные болота, марши, топи, сырые луга и временные пруды, встречающиеся в депрессиях, не связанных непосредственно с озерами и реками (хотя они и могут располагаться в речных старицах и занесенных ложах прудов или озер). Такие болота широко разбросаны в областях бывшего оледенения. Обычно они покрыты погруженными водными макрофитами, воздушными болотными растениями, кустарниками. Часто болота служат наиболее подходящими местообитаниями для размножения водоплавающих птиц и других водных или полуводных позвоночных.

Хотя болота занимают лишь около 2% поверхности Земли, по существующим оценкам здесь содержится от 10 до 14% углерода (Armentano, 1980). Некоторые болотные почвы содержат до 20% углерода по массе, а торфяники — еще больше. Дренирование таких почв и их использование для нужд сельского хозяйства способствуют высвобождению в атмосферу больших количеств CO_2, что усугубляет «CO_2-проблему» (гл. 4, разд. 4). Несмотря на малую площадь болот, аэробно-анаэробная стратификация в болотных осадках (включая солоноводные марши) очень важна, что объясняется ролью, которую играют эти осадки в глобальных круговоротах серы, азота, фосфора и углерода (см. гл. 2, разд. 5). Важнейшие аспекты микробного разложения и возврата биогенных элементов в круговорот в болотных и мелководных морских осадках показаны на рис. П.13.

Отношение человека к болотам коренным образом изменилось в 70-е годы, когда исследования экологов и экономистов выявили

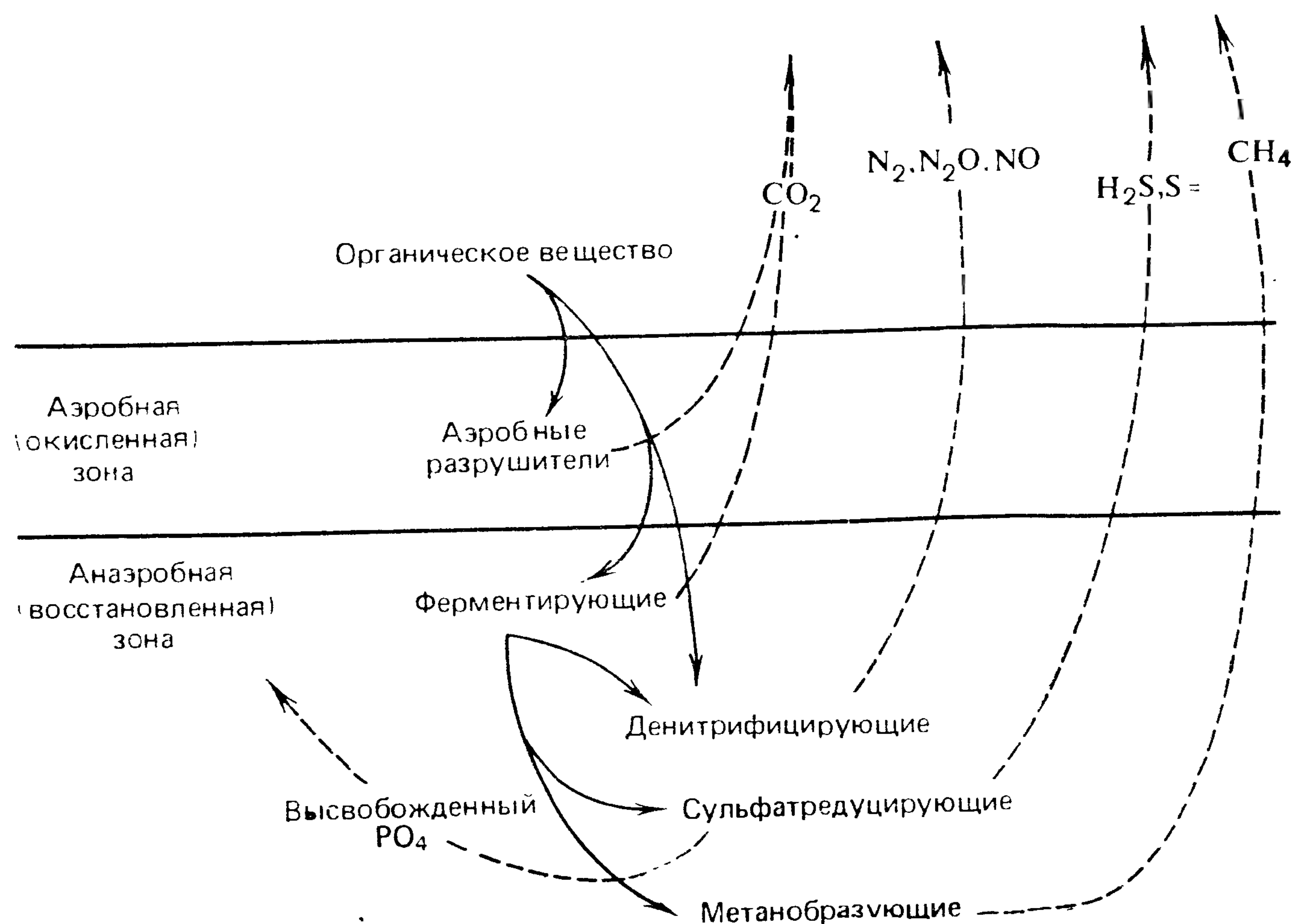


Рис. П.13. Микробное разложение и возврат биогенных элементов в болотных осадках. Четыре основных типа бактерий, осуществляющих процессы разложения в анаэробных условиях, возвращают в атмосферу в газообразной форме углерод, азот и серу. Фосфаты также превращаются из нерастворимой формы (сульфиды) в растворимую и вновь становятся доступными организмам. (По E. P. Odum, 1979.)

их скрытую раньше ценность. Болота теперь уже не рассматриваются как безусловно бросовые земли, которые нужно уничтожать или переделать. В деле сохранения болот, особенно прибрежных, уже достигнуты некоторые успехи, тем не менее в этой области предстоит еще огромная работа с привлечением законодательных и политических органов. Многочисленные сведения, касающиеся значения болот, собраны и опубликованы в Трудах симпозиума, изданных под редакцией Грисона, Кларка и Кларка (Greeson, Clark, Clark, 1979).

3. Морские экосистемы (рис. П. 14)

Наиболее интересны с экологической точки зрения следующие характеристики морской среды:

1. Море занимает 70% поверхности Земли.

2. Глубина моря огромна, и жизнь обнаруживается на всей этой глубине. В океане, по-видимому, не существует безжизненных зон, однако вблизи материков и островов воды заселены значительно гуще.

3. Море непрерывно и не подразделяется на изолированные области, подобно суше и пресным водам. Все океаны соединены друг с другом. Основными барьерами для свободного передвиже-

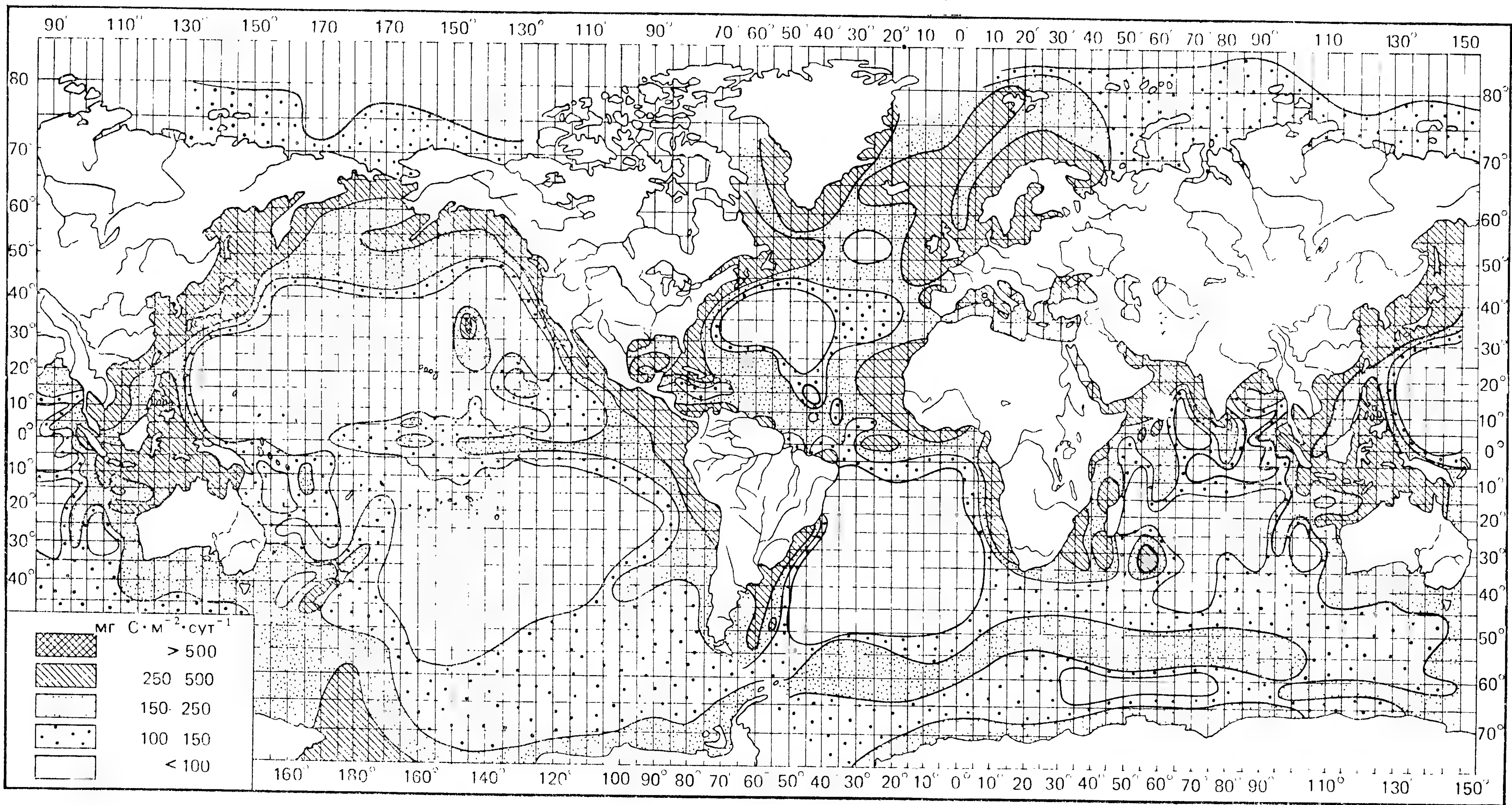


Рис. П. 14. Зональность в мировом океане, выявленная по оценкам первичной продукции фитопланктона. Прибрежные воды континентального шельфа и мелководья вокруг островов во много раз продуктивнее, чем воды открытого океана. Более темным на карте указаны области с большей плотностью жизни в море и с большей рыбопродуктивностью. Некоторые из этих прибрежных зон процветают благодаря апвеллингу (см. рис. П.17). (Из Атласа живых ресурсов морей, FAO Fisheries Circular 126, Rev. 1, 1972. Rome, FAO.)

ния морских организмов служат температура, соленость и глубина.

4. В море происходит постоянная циркуляция. Разница в температуре воздуха на полюсах и у экватора порождает сильные ветры, дующие на протяжении всего года в одном направлении (пассаты). В результате совместного действия этих ветров и вращения Земли образуются определенные течения. Заслуживают внимания экваториальные течения, направленные к востоку и западу, и прибрежные течения, направленные к северу и югу. Хорошо известны Гольфстрим и Североатлантическое течение, которые несут теплую воду и смягчают климат высоких широт в Европе. Калифорнийское течение, напротив, несет на юг массы холодной воды, отчего образуется характерный для побережья Калифорнии пояс туманов (что важно для секвойи и других гигантских хвойных). Основные течения действуют подобно гигантским вертушкам (или волчкам), которые вращаются по часовой стрелке в северном полушарии и против часовой стрелки — в южном.

Кроме поверхностных ветровых течений имеются глубинные течения, наличие которых обусловлено различиями в плотности воды, что в свою очередь обусловлено различиями в температуре и солености. Взаимодействие ветрового давления, силы Кориолиса, термохалинных течений и физической конфигурации бассейна очень сложно и является центральной проблемой широких исследований в области физической океанографии. Перемешивание в море настолько эффективно, что часто встречающийся в пресноводных водоемах дефицит кислорода, или «стагнация», сравнительно редок в океанских глубинах.

5. На море постоянно господствуют разного рода волны, происходят приливы и отливы, вызванные притяжением Луны и Солнца. Роль приливов особенно велика в прибрежной зоне, где жизнь часто особенно богата и разнообразна. Именно приливы обусловливают заметную периодичность в жизни сообществ, «заводя» лунные, а не солнечные биологические «часы» литоральных животных. Эти «часы» согласовывают активность животных с периодичностью приливов. Поскольку приливы повторяются примерно через 12,5 ч, в большинстве мест они происходят дважды в сутки, сдвигаясь в каждые последующие сутки примерно на 50 мин. Каждые две недели, когда силы солнечного и лунного притяжений складываются, амплитуда приливных колебаний достигает наибольшей величины, при этом приливы бывают особенно высоки, а отливы — особенно низки. Это так называемые *сизигийные приливы*. В середине этого двухнедельного периода разница между высокой и низкой водой бывает наименьшей — это так называемые *квадратурные приливы*, когда силы притяжения Солнца и Луны направлены в противоположные стороны. Ампли-

туда приливов варьирует от менее чем 30,5 см в открытом море до 3,5 м в некоторых узких или полузамкнутых заливах. На приливы влияют многие факторы, поэтому картина может различаться в разных частях планеты. Самое первое, что должен сделать морской эколог, работающий в прибрежной зоне, — это получить графики приливов и отливов для данной местности.

6. Одна из характеристик морской среды — ее соленость. Средняя соленость, или содержание солей, составляет 35 частей соли на 1000 частей воды по массе, или 3,5%. Обычно это записывается так: 35‰ (=частей на тысячу; вспомните, что соленость пресной воды меньше 0,5‰). Около 27‰ приходится на долю хлористого натрия, а остальное главным образом на соли магния, кальция и калия. Поскольку соли диссоциированы на ионы, химический состав морской воды указывают обычно в ионах (табл. П.1). Соотношение основных компонентов в воде остается фактически постоянным, поэтому общую соленость можно рассчитать по содержанию хлорида (это легче, чем определить общую соленость). Таким образом, 19‰ содержания хлора соответствует 35‰ солености.

Таблица П.1. Химический состав морской воды (величины даны в частях на тысячу=граммы на 1 кг).

Положительные ионы (катионы)		Отрицательные ионы (анионы)	
Натрий	10,7	Хлорид	19,3
Магний	1,3	Сульфат	2,7
Кальций	0,4	Бикарбонат	0,1
Калий	0,4	Карбонат	0,007
		Бромид	0,07

7. Морская вода имеет щелочную реакцию, сильно забуферена, но часто бедна жизненно важными элементами питания. Силы электролитической диссоциации катионов больше этих сил анионов (примерно на 2,4 миллиэквивалента), что и определяет щелочную природу морской воды (в норме pH=8,2). Морская вода устойчива к изменению pH. Помимо перечисленных выше ионов морская вода содержит множество других элементов (теоретически все известные). К сожалению, в морской воде возрастает содержание токсичных химических веществ промышленного происхождения. Концентрация биогенных ионов, однако, часто бывает такой низкой, что лимитирует первичную продукцию. Все эти прочие ионы составляют менее 1% солености океана. Как и следовало ожидать, время пребывания для солей намного больше

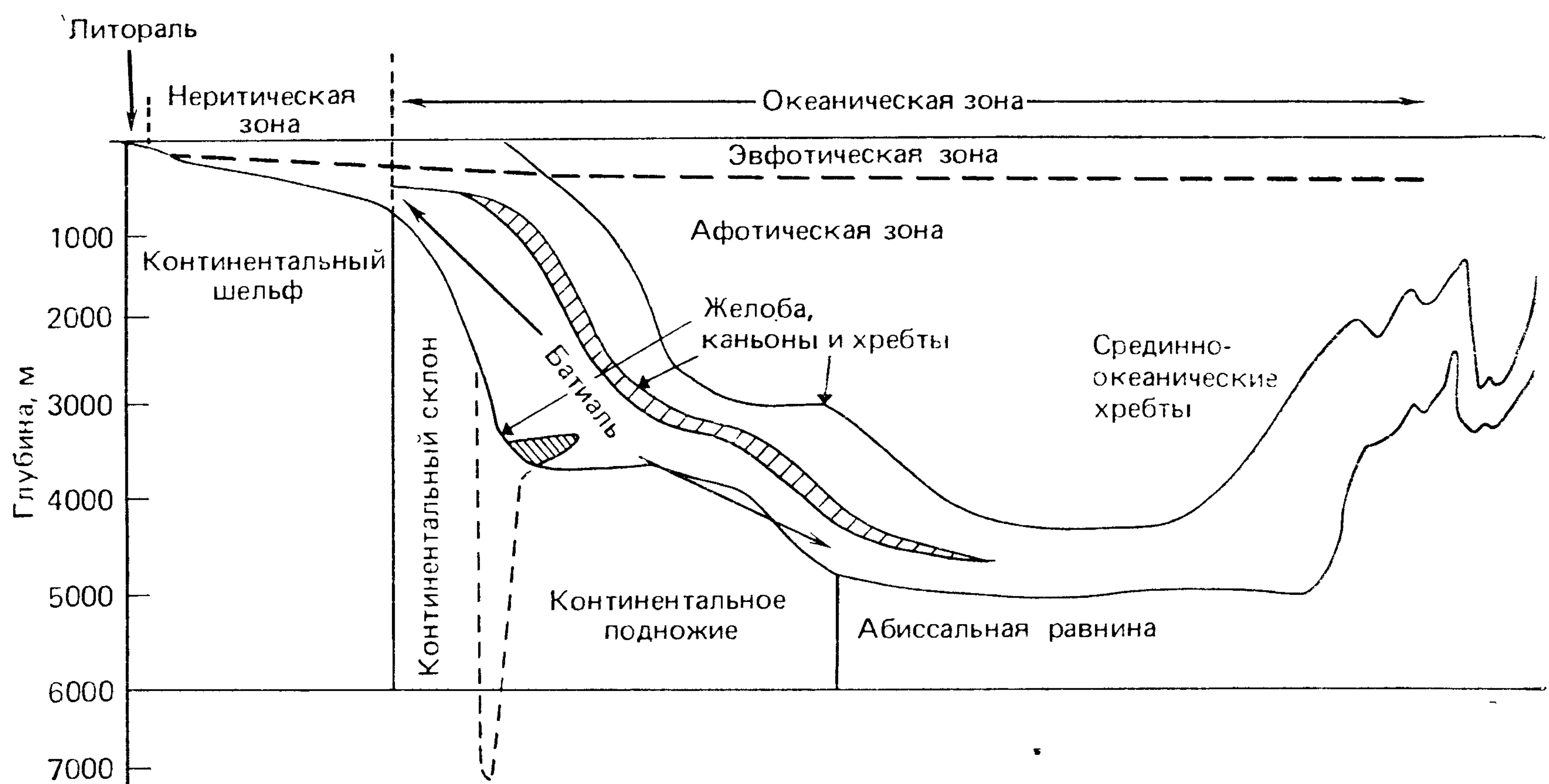


Рис. П.15. Горизонтальная и вертикальная зональность в море. На поперечном разрезе в районе Западной Атлантики показаны некоторые геологические особенности строения морского дна: желоба (которые могут уходить в глубину более чем на 6000 м), каньоны, хребты, абиссальная равнина и срединно-океанические хребты, которые вздымаются подобно огромным горным вершинам. (По Heezen, Tarp, Ewing, 1959.)

времени пребывания самой воды; по оценке Вейля (Weyl, 1970), эти величины имеют порядок 10^7 и 10^4 лет соответственно.

На рис. П.15 показаны зональность в море и подчас сложная природа морского дна. В общем континентальный шельф простирается на некотором расстоянии от берега, на границе шельфа дно круто обрывается вниз, образуя континентальный склон: затем несколько выравнивается — это континентальное подножие, и опускается к более глубокому и ровному ложу — абиссальной равнине. Мелководная зона континентального шельфа называется *неритической* (прибрежной) зоной, а зона берега между отметками высокой и низкой воды — *зоной прилива* (или *литоральной зоной*). Область открытого океана за пределами континентального шельфа называется *океанической областью*, область континентального склона и подножия — *батиальной зоной*; эта последняя зона может быть геологически активной, пересеченной желобами и каньонами, подверженными действию подводной эрозии и обвалов. Область океанических глубин, или *абиссальная область*, может находиться в разных местах на глубине от 2000 до 5000 м. Абиссальную область перерезают желоба, достигающие в глубину 6000 м (эти очень глубоководные области иногда называют *хадальной зоной*). Абиссаль можно рассматривать как крупнейшую в мире экологическую единицу. Это, конечно, гетеротрофная система, поскольку первичный источник энергии расположен намного выше (за исключением районов геотермальных рифтов, описанных

в т. 1, с. 47). Считается, что срединно-океанические хребты остались после того, как разошлись континенты, прежде плотно сомкнутые.

По количеству проникающего света море подразделяют на две горизонтальные зоны: верхнюю, или *эвфотическую зону* первичного продуцирования, и нижнюю, простирающуюся до больших глубин *афотическую зону*, где света для фотосинтеза недостаточно. Эвфотическая зона достигает больших глубин (до 100—200 м) в прозрачных водах океанической области. В более мутных (и богатых) прибрежных водах глубина эффективного проникновения света редко превосходит 30 м.

Океанические области

Из-за низкой концентрации биогенов в фотической зоне (рис. 3.7) большая часть открытого океана представляет собой «пустыню» по сравнению с прибрежными водами и лиманами. Арктические и антарктические моря продуктивнее морей средних широт, на это указывает большое количество рыбы и китов, обитающих в полярных областях.

До последнего времени считалось, что первичный источник энергии в морских пищевых цепях образуют диатомеи, динофлагеллаты и мелкие ракообразные, составляющие *макропланктон* (называемый также *сетным планктоном*, потому что эти организмы хорошо ловятся планктонными сетями, сделанными из шелковой ткани или нейлона). Однако позднее было обнаружено, что основу пищевых сетей в море образует *микропланктон*, или *нанопланктон* (nanno — карликовый, крошечный, слишком мелкий, чтобы задерживаться в планктонной сети), который может быть автотрофным и гетеротрофным. В его состав входят мельчайшие зеленые и бесцветные флагеллаты и многочисленные типы бактерий (см. Pomeroy, 1974). Связь между автотрофами и гетеротрофами, как и в большинстве других типов экосистем, обеспечивается детритом — взвешенным органическим веществом (ВОВ) и растворенным органическим веществом (РОВ). Однако в море не только ВОВ может превращаться в РОВ, но и РОВ под действием волн может превращаться в ВОВ. Это происходит также при образовании фекальных пеллеток и посредством других не полностью выясненных механизмов. Образующиеся агрегаты и населяющие их бактерии обеспечивают, видимо, важный источник питания для многочисленных и разнообразных фильтраторов.

Об удивительно высоком разнообразии глубоководной фауны мы уже говорили. Две теории, объясняющие это явление, обсуждались в гл. 7, разд. 6. Глубоководные рыбы во многом курьезны, некоторые из них светятся (рыбы-лампы), у других светятся кончики подвижных лучей, которые служат приманкой для привлечения добычи (рыба-ангел), у многих огромные рты, и они могут

заглатывать добычу, превосходящую по размерам их самих (рыба-гадюка, хаулиод). Пищи мало, и она редка в темных глубинах, но рыбы наилучшим образом адаптировались к использованию счастливых возможностей.

Область континентального шельфа

Жизнь в море сконцентрирована около берега, где благоприятны условия питания. Ни в каком другом месте, даже в дождевых тропических лесах, нет такого разнообразия жизни. Значительную часть морского прибрежного зоопланктона составляет меропланктон (временный или сезонный планктон), представленный пелагическими личинками донных организмов (крабов, морских червей, моллюсков и т. д.); эта особенность резко отличает его от планктона пресных вод и открытого океана, где бо́льшую часть взвешенных организмов составляет голопланктон (т. е. организмы, которые на протяжении всего жизненного цикла остаются в планктоне). Было показано, что пелагические личинки обладают замечательной способностью определять тип субстрата, пригодный для жизни прикрепленных взрослых организмов. Когда приближается время метаморфоза, личинки не оседают где попало, а только при наличии конкретных химических свойств субстрата. Бентос состоит из двух вертикальных компонентов: 1) эпифауны — организмов, которые живут на поверхности, прикрепившись к ней или свободно передвигаясь по субстрату, и 2) инфауны, представители которой закапываются в субстрат или строят трубки и норы. Агрегации бентоса распространены всюду в виде так называемых «параллельных донных сообществ» (Thorson, 1955), в которых доминируют экологически эквивалентные виды, часто относящиеся к одному роду.

Все крупное промысловое рыболовство мира почти полностью сосредоточено на континентальном шельфе или вблизи него, особенно в районах поднятия глубинных холодных вод, или в районах апвеллинга (см. следующий раздел и рис. П.17). Основу уловов составляют сравнительно немного видов промысловых рыб, куда входят анчоусы, сельдь, треска, макрель, сайда, сардина, камбалообразные (камбалы, палтус), лососи и тунец. Большинство специалистов по промысловой ихтиологии считают, что пик мировых уловов уже прошел и в настоящее время во многих районах наблюдается перелов. Рыболовство, особенно с использованием траулеров и сейнеров, работающих вдали от баз, требует больших затрат энергии. Рост добычи пищевых продуктов из моря будет в значительной степени зависеть от марикультуры (рыбные хозяйства в замкнутых заливах и лиманах).

Доступность и богатство жизни на морских берегах привели к тому, что эти области стали наиболее изученной частью конти-

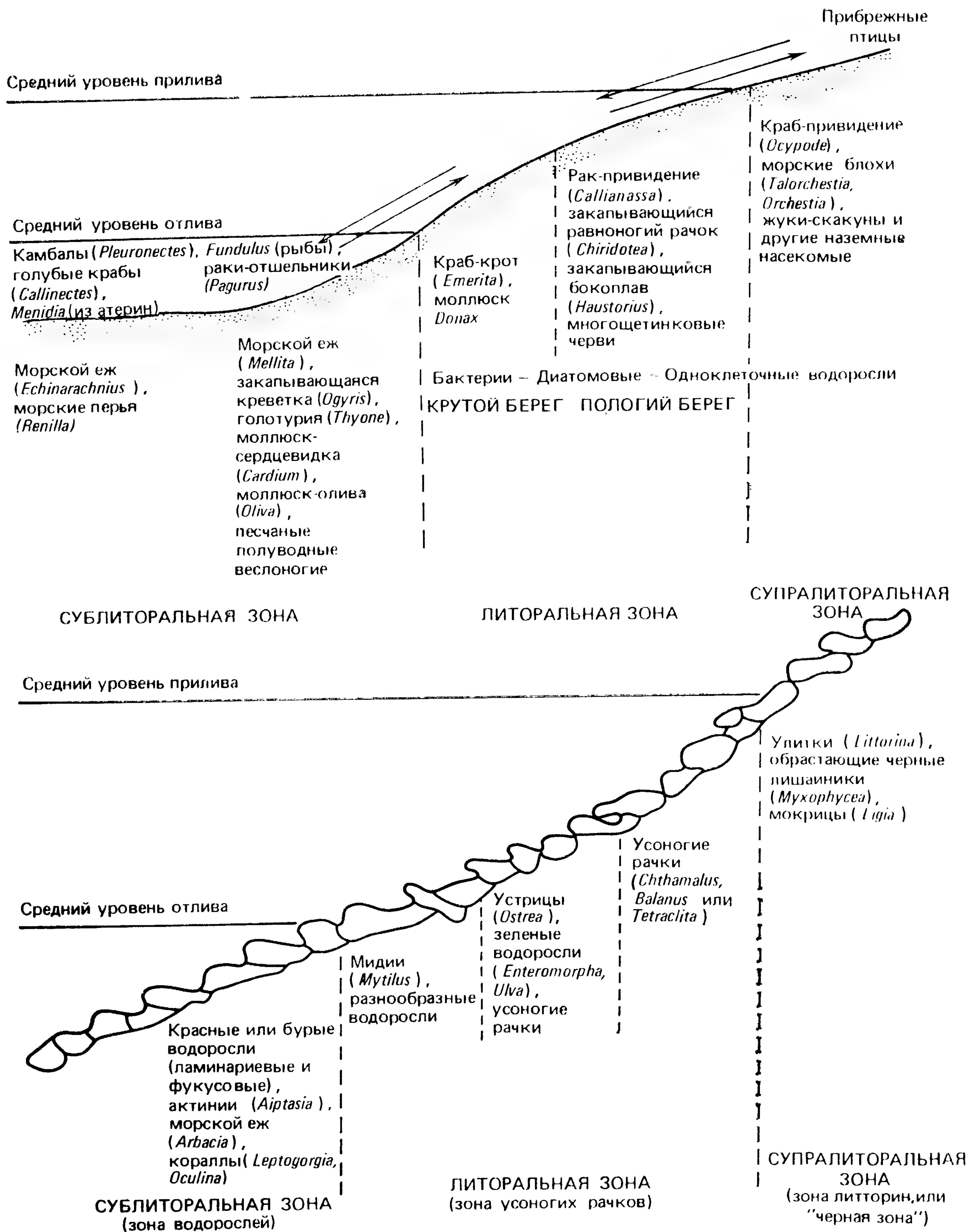


Рис. II.16. Схематические разрезы песчаного пляжа *(вверху)* и каменистого берега *(внизу)* у Бофорта, Сев. Каролина. Показаны зоны и характерные доминирующие формы. (Верхняя схема по данным Pearse, Hunn, Wharton, 1942, нижняя — по данным Stephenson, Stephenson, 1952.)

нентального шельфа. Нет такого биолога, не говоря уже о натуралистах-любителях, который считал бы свое образование законченным, если он не прошел хорошей «школы» на берегу моря. Сообщества в литоральной зоне, как и в горах, характеризуются четкой зональностью. На рис. II.16 показаны некоторые аспекты этой зональности на берегах двух разных типов — на песчаном пляже и скалистом берегу. На экологов, изучающих организацию сообществ в плотно заселенной зоне литорали, сильное впечатление производят конкуренция и хищничество (см. гл. 5, разд. 1).

Энергия волн, прибоя и приливов — это главный фактор на входе, к которому должны адаптироваться организмы. Низкоэнергетический берег, подверженный слабому воздействию волн, будет заселен больше и другими видами, нежели высокоэнергетический берег, на который воздействуют сильные волны.

Области апвеллинга

Большую роль в жизни океана играет процесс, названный *апвеллингом.* Он происходит там, где ветры постоянно отгоняют поверхностную воду от крутого берегового склона. В этих местах на поверхность поднимается холодная глубинная вода, богатая накопленными биогенными элементами. Наиболее продуктивные области океанов сосредоточены в районах апвеллинга, о чем свидетельствует развитый здесь рыболовный промысел. Расположены апвеллинги, как показано на рис. II.17, вдоль западных берегов. Апвеллинги поддерживают, кроме того, большие популяции морских птиц, откладывающих на берегах и островах бесчисленные тонны богатого нитратом и фосфатом гуано.

Приведем некоторые характерные черты биома апвеллингов:

1. Высокая концентрация биогенных элементов и организмов; преобладают пелагические, а не демерсальные (донные) рыбы.

2. Колоссальные популяции рыб (и птиц) характеризуют не только высокую продуктивность, но и короткие пищевые цепи. Некоторые виды ракообразных и рыб, которые в океанических областях хищничают, в областях апвеллинга становятся растительноядными. В короткой пищевой цепи доминируют диатомеи и сельдевые рыбы.

3. Отложения осадков на морском дне содержат много органических веществ и фосфата.

4. В противоположность богатству моря прилегающие районы суши часто представляют собой пустыню, так как формирующие апвеллинг ветры дуют большей частью с суши, унося прочь влагу. Однако частые туманы поддерживают развитие некоторой растительности.

5. Продуктивное «цветение» подвержено периодическим спадам, когда меняется направление ветра, развиваются бескисло-

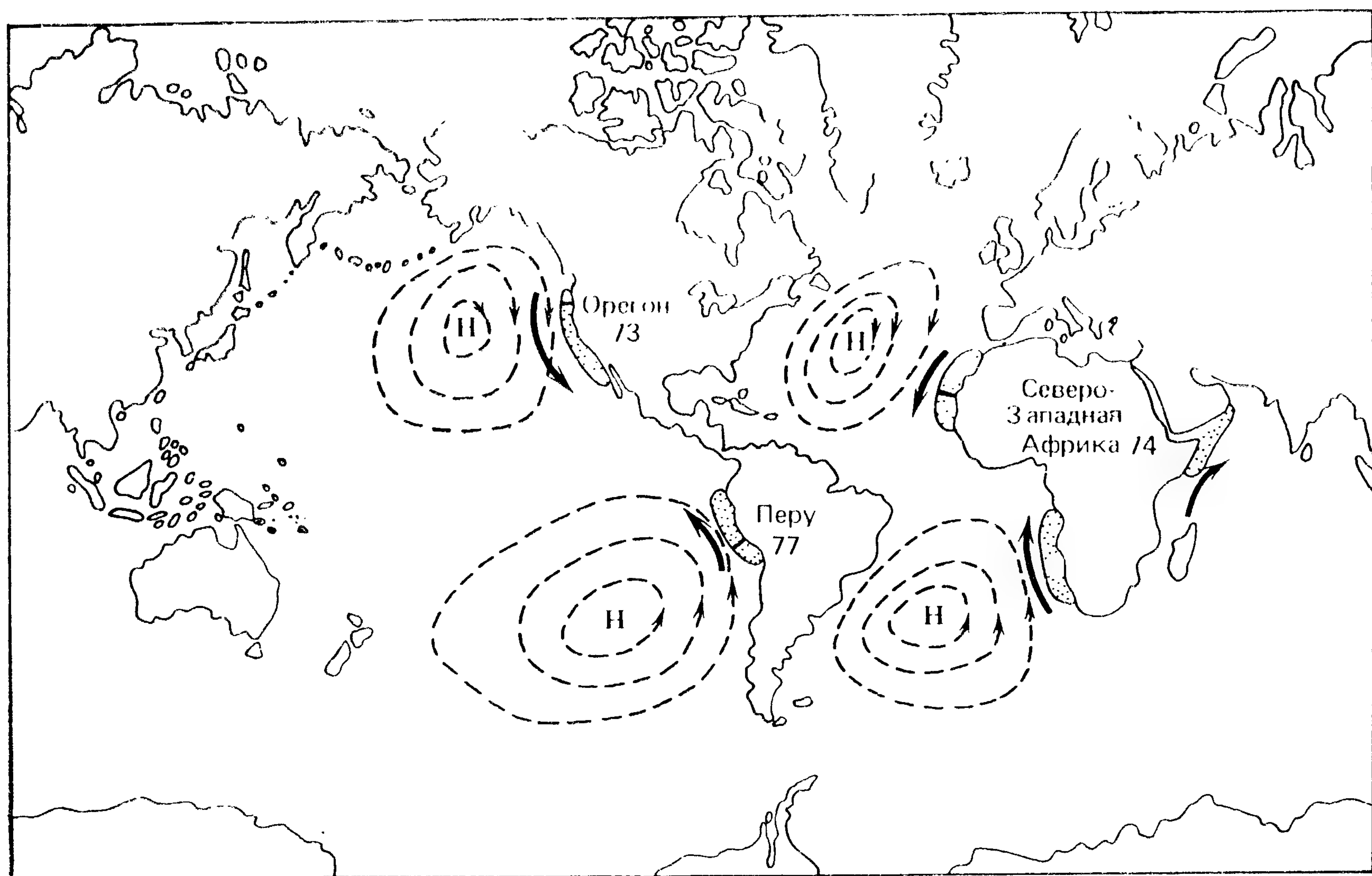


Рис. П.17. Пять наиболее продуктивных зон прибрежных апвеллингов (области, покрытые точками) и системы атмосферного давления на уровне моря (антициклоны), влияющие на апвеллинги. Стрелками показано примерное положение основных течений. Потенциальный урожай рыбы (млн. т в год): Перуанско-Чилийский район — 12, Юго-Западная Африка — 5, Орегон—Калифорния — 5, Северо-Западная Африка — 4, Аравийское море — 4. Различия между районами в значительной степени определяются числом месяцев в году, когда эффективно работает апвеллинг. Например, 12 мес в Перуанском районе и только 6 мес в Аравийском море. (Карта воспроизведена с разрешения Richardi T. Barber.)

родные условия или когда происходит «цветение» ядовитых динофлагеллат (красные приливы). При этом наблюдается массовая гибель рыбы, отрицательно сказывающаяся на промысловом рыболовстве. Такая катастрофа происходила несколько раз в зоне перуанского апвеллинга, который обычно оценивается как самый продуктивный район мирового рыболовства. Человек и природа не в состоянии постоянно поддерживать очень высокий уровень продукции, циклическое поведение может быть основным свойством эвтрофицированных систем (включая индустриализованное сельское хозяйство).

Лиманы (рис. П. 18)

Лиман — это полузамкнутый прибрежный водоем, свободно соединяющийся с открытым морем; таким образом, лиман сильно подвержен воздействию прилива, а морская вода в нем смешана (и обычно заметно опреснена) с пресной водой материкового сто-

ка. Примерами лиманов служат устья рек, заливы, литоральные марши и водоемы между берегом и барьерными отмелями. Эстуарии и лиманы можно было бы рассматривать как переходные зоны или экотоны между пресноводными и морскими местообитаниями, но многие из их важнейших физических и биологических признаков являются не промежуточными, а уникальными. Более того, человек настолько злоупотреблял использованием этой зоны, что при сложившемся сейчас критическом положении крайне важно, чтобы уникальные признаки и свойства лиманов стали понятными всем.

С точки зрения геоморфологии удобно рассматривать пять типов лиманов:

1. Затопленные речные долины наиболее распространены вдоль береговой линии относительно низких и широких прибрежных равнин. Хороший пример — Чесапикский залив на среднеатлантическом побережье США.

2. Лиманы типа фьордов — глубокие, U-образные выемки берега, пропаханные ледниками, обычно с мелководным порогом в устьевой части, образованным ледниковыми отложениями. Примерами могут служить знаменитые фьорды Норвегии и сходные образования вдоль побережья Британской Колумбии и Аляски.

3. Лиманы, ограниченные отмелями или барьерными островами, представляют собой мелководные бассейны, нередко частично обсыхающие в отлив; они отгорожены от моря цепочкой отмелей или барьерных островов, разделенных проливами, которые и обеспечивают «свободную связь с морем». В одних случаях песчаные отмели образованы отнесенными от берега отложениями, в других — барьеры — это бывшие береговые дюны, которые стали изолированными вследствие постепенного повышения уровня моря. Хорошо изученными примерами лиманов этого типа служат «проливы» позади «внешней отмели» в Северной Каролине (Национальный парк на берегу мыса Хаттерас), засоленные марши в Южной Каролине, Джорджии и «морские острова» вдоль побережья Мексиканского залива.

4. Лиманы, образованные тектоническими процессами, — это береговые выемки, сформировавшиеся в результате геологических сдвигов или локальных опусканий, часто с большим притоком пресной воды. Залив Сан-Франциско представляет собой хороший пример такого типа лимана.

5. Лиманы речных дельт часто образуются в устьях больших рек, таких, как Миссисипи или Нил. В таких ситуациях при перемещении илистых осадков часто формируются полузакрытые заливы, протоки и солоновато-водные марши. Если речной сток преобладает над приливами, то устанавливается характерная система циркуляции в стратифицированной воде с соленым клином. Пресная вода разливается по поверхности более тяжелой соленой

А

Б

воды, которая образует клин, простирающийся над дном на значительное расстояние вверх по течению. Если пресноводный поток и приливные течения более или менее уравновешивают друг друга, то перемешивание осуществляется главным образом за счет турбулентности. В этом случае возникает слабосоленый, частично перемешанный и слабо стратифицированный лиман. Наконец, если преобладают сильные приливы, то вода хорошо перемешивается от дна до поверхности и соленость приближается к солености открытого моря.

Лиманы характеризуются некоторыми важными свойствами, которые к тому же служат основанием для их сохранения:

1. Лиманы обычно продуктивны вследствие поступления больших энергетических субсидий в виде приливов и обилия биогенных элементов. Вертикальное перемешивание и турбулентность образуют своего рода ловушку для этих элементов, так что лиманные растения получают больше фосфора и других биогенов, чем растения из прилежащих пресноводных или морских местообитаний.

2. На протяжении круглого года гетеротрофы обеспечиваются пищей за счет активности автотрофов трех типов: макрофитов (болотные травы, морские травы, водоросли), донных водорослей, развивающихся на поверхности осадка и в его толще (в том числе диатомей, которые живут в трубочках из ила и передвигаются в них вверх и вниз в соответствии с режимом освещенности и приливов), и фитопланктона.

3. Лиманы служат местом откорма для молоди многих морских промысловых видов. Устрицы и промысловые крабы остаются в лиманах на протяжении всего жизненного цикла, а различные креветки и многие рыбы — объекты промыслового и спортивного

←

Рис. П.18. Ограниченный островами лиман в Джорджии (Уоссо-Айленд) *А*. Вид с моря на берег барьерного острова, ряд дюн (самые старые покрыты спелым лесом) и широкую ленту засоленных маршей, расположенных между внешним барьером и материком. (Фотография Floyd Jillson, Atlanta Journal и Constitution Magazine.) *Б*. Вид с близкого расстояния зарослей *Spartina* на засоленном марше. Видны высокая трава, многочисленные бухты, протоки на литорали и участки богатого водорослями ила (один такой небольшой участок показан на переднем плане в центре). Обратите также внимание на ранние стадии образования детрита из *Spartina* (справа на переднем плане); этот детрит, возможно, будет кормить многие квадратные километры воды. На верхней фотографии отчетливо видна взаимосвязь моря, берега, острова и лимана. Засоленный марш улавливает осадки и биогенные элементы, это происходит постоянно благодаря течениям и избытку осадков; без этого процесса красивый белый песчаный пляж на острове был бы размыт и занесен илом. Барьерные острова постоянно изменяются, размываются в одних местах (обратите внимание на северную оконечность острова справа) и достраиваются в других (на переднем плане слева). Если бы растительность не защищала дюны, скорость эрозии легко превысила бы скорость образования нового берега.

рыболовства, — лов которых ведется вдали от берега, проводят ранние стадии жизненного цикла в лиманах, где они находят изобилие пищи и защиту от хищников, благодаря чему лучше выживают и быстрее растут на критических стадиях жизненного цикла.

Мутуализм между манящими крабами и растениями, составляющими их источник пищи, отмечался в т. 1, с. 163. Лиман служит хорошим примером краха рынка, если подходить к нему с экономическими оценками, как обсуждалось в т. 1, с. 197—199.

При планировании строительства и изменений лиманов нужно иметь в виду следующее. Во-первых, необходимо стараться не нарушать нормального водообмена. Например, дороги должны проходить по эстакадам и мостам, а не по земляным насыпям, преграждающим путь воде. Во-вторых, нельзя нарушать мелководные продуктивные зоны, такие, как рифы, заросли морских трав и марши, которые служат местом откорма ценных морских промысловых видов. Слишком часто в прошлом изменения были недальновидными и без необходимости вредоносными (см. W. E. Odum, 1970).

Литература[1]

Биогеография

Daubenmire R., 1978. Plant Geography, with Special Reference to North America, New York, Academic Press.

Good R. D., 1964. The Geography of Flowering Plants (3rd. ed.), London, Longmans, 518 pp.

Hunt Ch. B., 1973. Natural Regions of the United States and Canada, San Francisco, W. H. Freeman.

Neill W. T., 1969. The Geography of Life, New York, Columbia University Press, 480 pp.

Pielou E. C., 1979. Biogeography, New York, Wiley-Interscience, 351 pp.

Polunin N., 1960. Introduction to Plant Geography, New York, McGraw-Hill, 640 pp.

Udvardy M. F. D., 1969. Dynamic Zoogeography, with Special Reference to Land Animals, New York, Van Nostrand Reinhold, 446 pp.

Биосфера и Международная Биологическая Программа (МБП)

* *Blair W. F.*, 1977. Hig Biology; The US/IBP, Stroudsburg, Pa., Dowden, Hutchinson and Ross.

Botkin D. B., 1977. Bits, bytes, and IBP. BioScience, **27**, 385—386.

Flessa K. W., 1980. Biological effects of plate tectonics and continental drift, BioScience **30**, 518—523.

Hallam A., 1972. Continental drift and the fossil record. Sci. Am. **226** (4), 42—52.

Hutchinson G. E. (ed.), 1970. The Biosphere, Special issue of Scientific American (Vol. 223, No 3) (Also published in book form by W. H. Freeman and Co., San Francisco.)

Lieth H., R. H. Whittaker (eds.), 1975. Primary Productivity of the Biosphere, Berlin and New York, Springer-Verlag.

* *Loucks O. L.*, 1983. The U. S. IBP, in perspective after 10 years. In: Ecosystem Theory and Application, C.-A. Knox, ed. New York, John Wiley and Sons.

Наземные биомы (работы общего характера)

Carpenter J. R., 1939. The biome, Am. Midl. Nat., **21**, 75—91

Holdridge L. R., 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data, Science, **105**, 267—368.

Jordan C. F., 1971. A world pattern of plant energetics, Am. Sci., **59**, 425—433.

Merriam C. H., 1894. Laws of temperature control of the geographical distribution of terrestrial animals and plants, National Geographic, 6, 229—238. (См. также Life Zones and Crop Zones, U. S. D. A. Bull. No 10, 1899).

Odum E. P., 1945. The concept of the biome as applied to the distribution of North American birds, Wilson Bull, 57, 191—201.

Pitelka F. A., 1941. Distribution of birds in relation to major biotic communities, Am. Midl. Nat., **25**, 113—137.

Riley D., Young A., 1968. World Vegetation, Cambridge, England, Cambridge University Press.

---

[1] Непосредственно в приложении цитировались только работы, отмеченные звездочкой.

Shelford V. E., 1963. The Ecology of North Ameruca, Urbana, University of Illinois Press.
Walter H., Box E., 1976. Global classification of natural terrestrial ecosystems, Vegetatio, **32**, 75—81.

Тундра

Bliss L. C., 1971. Arctic and alpine plant life cycles, Ann. Rev. Ecol. Syst., **2**, 405—438.
Brown J., Miller P. C., Tiezen L. L., Bunnell F. L. (eds.), 1981. An Arctic Ecosystem, The Coastal Tundra at Barrow, Alaska, New York, Academic Press.
Johnson P. L., 1969. Arctic plants, ecosystems and strategies, Arctic, **22**, 341—355.

Северный хвойный лес

Denison W. C., 1973. Life in tall tress, Sci. Am., **228**(6), 74—90.
Edmonds R. L. (ed.), 1981. Analysis of Coniferous Forests Ecosystems in the Western United States, New York, Academic Press.
Shelford V. K., Olson S., 1935. Sere, climax and influent animals with special reference to the transcontinental coniferous forest of North America, Ecology, **16**, 375—402.
Warning R. H., Franklin J. F., 1979. The evergreen coniferous forests of the Pacific Northwest, Science, **204**, 1380—1386.

Листопадный лес умеренной зоны

Braun E. L., 1950. Deciduous Forests of Eastern North America, Philadelphia, Blakiston Co.
McCormick J., 1966. The Life of the Forest (Our Living World of Nature Series), New York, McGraw-Hill.
Reichle D. E. (ed.), 1970. Analysis of Temperature Forest Ecosystem, Berlin and New York, Springer-Verlag.

Степи умеренной зоны

Allen D. L., 1967. The Life of Prairies and Plains (Our Living World of Nature Series), New York, McGraw-Hill.
Carpenter J. R., 1940. The grassland biome, Ecol. Monogr., **10**, 617—684.
Clements F. E., Shelford V. E., 1939. The North American grassland. In: Bio-**Ecology, F. E.** Clements and V. E. Shelford, New York, John Wiley and Sons.
Hanson H. D., 1950. Ecology of the grassland. II. Bot. Rev., **16**, 283—360.
Love R. M., 1970. The rangelands of the western United States, Sci. Am., **272** (2), 89—96.
* *Morello J.*, 1970. Modelo de relaciones entra pastizales y lenosas colonzodoras en el Chaco — Argentino. (A model of relationship between grassland and wood colonizer plank in the Argentine Chaca.), Idia, **276**, 31—51 (Dec. 1970).
Weaver J. E., Albertson. F. W., 1956. Grasslands of the Great Plains: Their Nature and Use, Lincoln, Neb., Johnsen Publ. Co.

Тропические степи и саванна

Bell R. H. V., 1971. A grazing ecosystem in the Serengeti, Sci. Am., **225**(1), 86—93.
Bourliere F., Hadley M., 1970. The ecology of tropical savannas, Ann. Rev. Ecol. Syst., **7**, 125—152.
Sinclair A. R. E., Norton-Griffiths M. (eds.), 1979. Serengeti: Dynamics of an Ecosystem, Chicago, University of Chicago Press.

Чапарраль

Castri F. di, H. A. Mooney H. A. (eds.), 1973. Mediterranean Type Ecosystems, Ecol. Studies, Vol. 7, Berlin and New York, Springer-Verlag.
Cogswell H. L., 1947. Chaparral country, Audubon, **49**, 75—81.
Cooper W. S., 1922. The broad-sclerophyll vegetation of California: An ecological study of the chaparral and its related communities. Washington, D. C., Carnegie Inst., **319**, 1—124.

Пустыни

Gore R., 1979. The desert; an age-old challenge grows, Nat. Georg., **156**, 594—639.
McGinnis W. G., Goldman B. J., Paylore P. (eds.), 1969. Deserts of the World, Tucson, University of Arizona Press.
Niering W. A., Whittaker R. H., Lowe C. H., 1963. The saguaro: a population in relation to environment, Science, **142**, 15—23.
Noy-Meir I., 1973. Desert ecosystems: Environment and producers, Ann. Rev. Ecol. Syst., **4**, 25—51.
Noy-Meir I., 1974. Desert ecosystems: Higher trophic levels, Ann. Rev. Ecol. Syst., **5**, 195—214.
Shantz H. L., 1942. The desert vegetation of North America, Bot. Rev., **8**, 195—246.
Sutton A., Sutton M., 1966. The Life of the Desert (Our Living World of Nature Series), New York, McGraw-Hill.
* *Walter H.*, 1954. Le facteur eau dans les regions arides et sa signification pour l'organisation de la vegetation dans les contrees sub-tropicales. In: Les Divisions Ecologiques du Monde, Paris, Centre Nationale de le Recherche Scientifique, pp. 27—39.

Тропические леса

Golley F. B., McGinnis J. T., Clements R. G., Child G. I., Duever M. J., 1969. The structure of tropical forests in Panama and Columbia. BioScience, **19**, 693—696; 696—700.
Golley F. B., Medina E. (eds.), 1975. Tropical Ecological Systems, Ecol. Studies, № 11, Berlin and New York, Springer-Verlag.
Gomez-Pompa A., Vasquez-Yanes C., Guaria S., 1972. The tropical rain forest, a non-renewable resource, Science, **177**, 762—765.
* *Jordan C. F.*, 1982. Amazon rain forest, Am. Sci., **79**, 394—401.
National Academy of Science, 1980. Conversion of Tropical Forests, Committee Report, Norman Meyers, Chairman. Washington, D. C., National Academy Press.
Richards P. W., 1952. The Tropical Rain Forest, New York, Cambridge University Press.
Richards P. W., 1973. The tropical rain forest, Sci. Am., **229** (6), 58—67.

Водные экосистемы — общие сведения

Barnes R. S. K., Mann K. H. (eds), 1980. Fundamentals of Aquatic Ecosystems, Oxford, Blackwell, 229 pp.
Mann K. H., 1969. The dynamics of aquatic ecosystems. In: Advances in Ecological Research, J. B. Cragg, ed., Vol. 6, New York, Academic Press, pp. 1—81.
Russel-Hunter W. D., 1970. Aquatic Productivity: An Introduction to Some Basic Aspects of Biological Oceanography and Limnology, New York and Toronto, Macmillan.

Пресноводные экосистемы (работы общего характера)

Coker R. E., 1954. Streams, Lakes, Ponds, Chapel Hill, University of North Carolina Press.
Gerking S. C. (ed.), 1967. The Biological Basis of Freshwater Fish Production, Oxford, Blackwell, 495 pp.
Gibbs R. J., 1970. Mechanisms controlling water chemistry, Science, **170**, 1088—1090.
Haynes H. B. N., 1969. The Biology of Polluted Waters, Liverpool, England, Liverpool University Press.
* *Livinstone D. A.*, 1963. Chemical composition of rivers and lakes, U. S. Geological Survey Prof., Paper 440-G.
Porter K., 1977. The plant-animal interface in freshwater ecosystems, Am. Sci., **65**, 159—170.

Лентические экосистемы

Beeton A. M., 1969. Changes in the environment and biota of the Great Lakes. In: Eutrophication: Causes, Consequences, and Corrections, Washington, D. C., National Academy of Science, pp. 150—187.
Bennett G. W., 1962. Management of Artificial Lakes and Ponds, New York, Reinhold.
Brinkhurst R. O., 1974. The Benthos of Lakes, London and New York, Macmillan.
Brylinsky M., Mann K. H., 1973. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs, Limnol. Oceanogr., **18**, 1—14.
Deevy E. S., Jr., 1951. Life in the depths of a pond, Sci. Am., **185**, 68—72.
Lowe-McConnell R. H. (ed.), 1966. Man-Made Lakes, New York, Academic Press.
Ragotzkie R. A., 1974. The Great Lakes rediscovered, Am. Sci., **62**, 454—464.
Richey J. E., et al., 1978. Carbon flow in four lake ecosystems: A structural approach, Science, **202**, 1183—1186.

Лотические системы

* *Allen K. R.*, 1951. The Horokiwi stream: A study of a trout population, New Zealand Mar. Dept. Fish Bull., № 10.
Cummins K. W., 1974. Structure and function of stream ecosystems, BioScience, **24**, 631—641.
Fisher S. G., Likens G. E., 1972. Stream ecosystem: Organic energy budget, BioScience, **22**, 33—35.
* *Horton P. A.*, 1961. The bionomics of brown trout in a Detmoor stream, J. Anim. Ecol., **30**, 331—338.
Hynes H. B. N., 1970. The Ecology of Running Waters, Toronto, University of Toronto Press.
* *Mann K. H.*, 1964. The pattern of energy flow in the fish and invertebrate fauna of the River Thames, Vert. Int. Ver. Limnol., **15**, 485—495. (См. также J. Am. Ecol., **34**, 253—275, 1965.)
Patric R. 1970. Benthic stream communities, Am. Sci., **58**, 546—549.
Vannote R. L. et al., 1980. The rever continuum concept, Can. J. Fish. Aquat. Sci., **37**, 130—137.
Whitten B. A. (ed.), 1975. River Ecology, Two vols. Berkeley, University of California Press.

Болота

* *Armentano Th. V.*, 1980. Drainage of organic soils as a factor in the world carbon cycle, BioScience, **30**, 825—830.
Brinson M. M. et al., 1981. Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands, Ann. Rev. Ecol. Syst., **12**, 123—162.

Cowardin L. M., Carter V., Golet F. C., 1979. Classification of wetlands and deepwater habitats of the United States, FWS/OBS—79/31, Washington, D. C., Fish and Wildlife Service, U. S. Dept. of Interior.
Good R. E., et al., 1978. Freshwater Wetlands. Ecological Processes and Management Potential, New York, Academic Press.
* *Greeson P. E., Clark J. R., Clark J. E. (eds.),* 1979. Wetland Functions and Values: The State of Our Understanding, Minneapolis, American Water Resources Assoc.
* *Odum E. P.,* 1979. The value of wetlands; a hierarchical approach. In: Wetland Functions and Values, Greeson, Clark and Clark eds. Minneapolis, American Water Resources Assoc.
Niering W. A., 1966. The Life of the Marsh (Our Living World of Nature Series), New York, McGraw-Hill.
Wharton C. H. et al., 1982. The ecology of bottomland hardwood awamps of the Southeast: A community profile, FWS/OBS-81/37, Washington, D. C., U. S. Fish and Wildlife Service, Biol. Serv. Program.

Океаны (работы общего характера)

Berrill N. J., 1966. The Ocean (Our Living World of Nature Series), New York, McGraw-Hill.
Coker R. E., 1947. This Great and Wide Sea, Chapel Hill, University of North Carolina Press.
Cushing D. H., Walsh J. J. (eds.), 1976. The Ecology of the Seas, Philadelphia, W. B. Saunders.
Falkowski P. G. (ed.), 1980. Primary Productivity in the Sea, New York, Plenum Press. (См. Review in Science, **212**, 794, 1981).
Goldreich P., 1972. Tides and the earth-moon system, Sci., Am., **226**(4), 42—52.
Heezen B. C., Tarp M., Ewing M., 1959. The floors of the ocean, I. North Atlantic, Geol. Soc. Amer. Spec. Paper. 65, 122 pp.
MacIntyre F., 1970. Why the sea is salt, Sci. Am., *223*(5), 104—115.
Ravelle R. (ed.), 1969. The Oceans, Special issue of Scientific American (Vol. 221, № 3).
Steele J. H., 1974. The Structure of Marine Ecosystems, Cambridge Mass., Harvard University Press, 128 pp.
Sverdrup H. U., Johnson M. W., Fleming R., 1942. The Oceans: Their Physics, Chemistry, and General Biology, Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall.
Walsh J. J., 1972. Implications of a system approach to oceanography, Science **176**, 969—975.

Океаническая область

Hardy A. C., 1957. The Open Sea: The World of Plankton, New York, Houghton-Mifflin.
Menzies R. J., George R. Y., Rowe G. T., 1973. Abyssal Environment and Ecology of the World Oceans, New York, John Wiley and Sons, 488 pp.
* *Pomeroy L. R.,* 1974. The ocean's food web, a changing paradigm. BioScience, **24**, 299—504.
Rex M. A., 1981. Community structure in the deep-sea benthos, Ann. Rev. Ecol. Syst., **12**, 331—354.

Континентальный шельф, прибрежная зона и побережье

Amos W. H., 1966. The Life of the Seashore (Our Living World of Nature Series), New York, McGraw-Hill.
Bahr L. M., Lanier W. P., 1981. The ecology of intertidal oyster reefs of the South Atlantic coast: A community Profile, PWS/OBS-81/15, Washington, D. C., U. S, Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services.
Barnes R. S. K. (ed.), 1977. The Coastline, New York, Wiley-Interscience, 356 pp.
Carson R., 1955. The Edge of the Sea, New York, Houghton-Mifflin.

Dolan R., Hayden B., Lins H., 1980. Barrier islands, Am. Sci., **65**, 16—26.
Jackson T. C., Reische D., 1981. Coast Alert: Scientists Speak Out, San Francisco, Friends of the Earth.
Mann K. H., 1982. Ecology of Coastal Waters: A Systems Approach, Berkeley, University of California Press.
Mann K. H., 1973. Seaweeds: Their productivity and strategy for growth, Science, **182**, 975—981.
Odum H. T., Copeland B. J., McMahan E. A., 1974. Coastal Ecological Systems of the United States, Washington, D. C., The Conservation Foundation.
Odum W. E., McIvor C. C., Smith T. I., III. 1982. The ecology of mangroves of South Florida: A community profile, Washington, D. C., U. S. Fish and Wildlife Services, Office of Biological Services.
Paulson A. C., 1980. The corall atoll; An oasis in the desert, San Frontiers, Jan.-Feb., pp. 37—43.
Pearse A. S., Humm H. J., Wharton G. W., 1942. Ecology of sand beaches at Beaufort, N. C. Ecol. Monogr., **12**, 136—190.
Peterson C. H., Peterson N. M., 1979. The ecology of intertidal flats of North Carolina: A community profile, FWS/OBS-79/39, Washington, D. C., U. S. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services.
Stephenson T. A., Stephenson A., 1949. The universal features of zonation between tidemarks on rocky coasts, J. Ecol., **37**, 289—305.
Stephenson T. A., Stephenson A., 1973. Life Between Tidemarks on Rocky Shores, San Francisco, W. H. Freeman.
* *Thorson G.*, 1956. Marine level-bottom communities of recent seas, their temperature adaptation, and their "balance" between predators and food animals, Trans. N. Y. Acad. Sci., **18**, 693—700.

Области апвеллинга

Barber R. T., Smith R. L., 1980. Coastal upwelling ecosystems. In: Analysis of Marine Ecosystems, A. R. Longhurst, ed., New York, Academic Press.
Boje R., M. Tomczak (ed.), 1978. Upwelling Ecosystem, New York, Springer-Verlag.

Лиманы

Cronin L. E. (ed.), 1975. Estuarine Research, Two volumes, New York, Academic Press.
Kennedy V. S. (ed.), 1980. Estuarine Perspectives, New York, Academic Press.
Lauff G. A. (ed.), 1967. Estuaries, Publ. No 83, Washington, D. C., American Association for the Advancement of Science, 757 pp.
McHugh J. L., 1966. Management of estuarine fisheries. In: A Symposium on Estuarine Fisheries, Washington, D. C., Am. Fish. Soc.
McLusky D., 1981. The Estuarine Ecosystem, New York, Halsted Press, John Wiley and Sons.
Odum E. P., 1961. The role of tidal marshes in estuarine production, The Conservationists, June-July, pp. 12—15, Albany, N. Y. Dept. of Conservation.
Odum E. P., 1980. The status of three ecosystem-level hypotheses regarding salt marsh estuaries. In: Estuarine Perspectives, V. S. Kennedy, ed., New York, Academic Press.
* *Odum W. E.*, 1970. Insidious alteration of the estuarine environment, Trans. Am. Fish. Soc., **99**, 838—847.
Ragotzkie R. A., 1960. Marine marsh. In: McGraw-Hill, Encyclopedia of Science and Technology, New York, McGraw-Hill, pp. 217—218.
Turner R. E., 1977. Intertidal vegetation and commercial yields of penaeid shrimp, Trans. Am. Fish. Soc., **106**, 411—416.
Warner W. W., 1976. Beautiful Swimmers; Watermen, Crabs and Chesapeake Bay., New York, Penguin Books.

Литература

В списке литературы приведены не только источники, непосредственно цитированные в этой книге, но также ряд других книг, обзорных статей и трудов смпозиумов. Литература, которая рекомендуется для использования при изучении основных типов экосистем, приведена в приложении.

Aaronson S., 1970. Experimental Microbial Ecology, New York, Academic Press, 598 pp.

Abele L. G., Walters K., 1979. The stability-time hypothesis: Reevaluation of the data, Am. Nat., **114**, 559—568.

Abrahamson W. G., Gadgil M., 1973. Growth form and reproductive effort in goldenrods (Solidago, Compositae), Am. Nat., **107**, 651—661.

Adams C. C., 1935. The relation of general ecology to human ecology, Ecology, **16**, 316—335.

Adkisson P. L., Niles G. A., Walker J. K., Bird L. S., Scott H. B., 1982. Controlling cotton's insect pests: A new system, Science, **216**, 19—22.

Agren G. I., Axelsson B., 1980. Population respiration: A theoretical approach, Ecol. Modelling, **11**, 39—54.

Ahlgren I. F., Ahlgren C. E., 1960. Ecological effects of forest fires, Bot. Rev., **26**, 483—533.

Albertson F. W., Tomanek G. W., Riegel A., 1957. Ecology of drought cycles and grazing intensity on grasslands of Central Great Plains, Ecol. Monogr., **27**, 27—44.

Alexander M., 1964. Biochemical ecology of soil micro-organisms, Am. Rev. Microbiol., **18**, 217—252.

Alexander M., 1971. Microbial Ecology, New York, John Wiley and Sons, 511 pp.

Alexander R. D., Borgia G., 1978. Group selection, altruism, and the levels of organization of life, Ann. Rev. Ecol. Syst., **9**, 449—474.

Allee W. C., 1931. Animal Aggregations: A Study in General Sociology. Chicago, University of Chicago Press.

Allee W. C., 1951. Cooperation Among Animals with Human Implications, New York, Schuman. (Revised edition of Social Life of Animals, New York, W. W. Norton, 1938.)

Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park Th., Schmidt K. P., 1949. Principles of Animal Ecology, Philadelphia, W. B. Saunders Co., 837 pp.

Allen K. R., 1951. The Horokiwi Stream: A study of a trout population. New Zealand Mar. Dept. Fish. Bull., No. 10, 238 pp.

American Public Health Association, 1975. Standard Methods for Examination of Water and Wastewater Including Bottom Sediments and Sludges (14th ed.), New York, American Public Health Association.

Anagnostakis S. L., 1982. Biological control of chestnut blight, Science, **215**, 466—471.

Anderson F. R. et al., 1977. Environmental Improvement Through Economic Incentives, A Resources for the Future Book, Baltimore, Johns Hopkins Press.
Anderson G. R., 1955. Nitrogen fixation by pseudomonas-like soil bacteria, J. Bacteriol., **70**, 129—133.
Anderson R. M., Turner B. D., Taylor L. R. (eds.), 1979. Population Dynamics, Oxford, Blackwell.
Andrewartha H. G., 1961. Introduction to the Study of Animal Populations, Chicago, University of Chicago Press, 281 pp.
Andrewartha H. G., Birch L. C., 1954. The Distribution and Abundance of Animals, Chicago, University of Chicago Press.
Ardrey R., 1967. The Territorial Imperative, New York, Atheneum, 390 pp.
Aruga Y., Monsi M., 1963. Chlorophyll amount as an indicator of matter production in biocommunities, Plant Cell Physiol., **4**, 29—39.
Ashby W. R., 1963. An Introduction to Cybernetics, New York, John Wiley and Sons, 295 pp.
Auclair A. N., 1976. Ecological factors in the development of intensive management ecosystems in the midwestern United States, Ecology, **57**, 431—444.
Auclair A. N., Goff F. G., 1971. Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes area, Am. Nat., **105**, 499—528.
Auerbach S. I., Crossley D. A., Engelman M. D., 1957. Effects of gamma radiation on collembola population growth, Science, **126**, 614.
Auerbach S. I., Olson J. S., Waller H. D., 1964. Landscape investigations using cesium 137, Nature, **201**, 761—764.
Austin G. T., Tomoff C. S., 1978. Relative abundance in bird populations, Am. Nat., **112**, 695—699.
Axelrod R., Hamilton W. D., 1981. The evolution of cooperation, Science, **211**, 1390—1396.
Ayala F. J., 1968. Genotype, environment and population numbers, Science, **162**, 1453—1459.
Ayala F. J., 1969. Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion, Nature, **224**, 1076—1079.
Ayala F. J., 1972. Competition between species, Am. Sci., **60**, 348—357.
Ayres R. V., 1978. Resources, Environment and Economics. Applications of the Materials/Energy Balance Principle, New York, Wiley-Interscience, 207 pp.
Ayres R. V., Kneese A. V., 1971. Economic and ecological effects of a stationary economy, Ann. Rev. Ecol. Syst., **2**, 1—22.
Azevedo J., Morgan D. L., 1974. Fog precipitation in coastal California forests, Ecology, **55**, 1135—1141.
Baes C. F., Jr., Goeller H. E., Olson J. S., Rotty R. M., 1977. Carbon dioxide and climate: The uncontrolled experiment, Am. Sci., **65**, 310—320.
Bakelaar R. Gary, Odum E. P., 1978. Community and population level responses to fertilization in an oil-field ecosystem, Ecology, **59**, 660—665.
Baker H. G., 1961. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators, Quart. Rev. Biol., **36**, 64—73.
Baker H. G., 1963. Evolutionary mechanisms in pollination biology, Science, **139**, 877—883.
Bakuzis E. V., 1969. Forestry viewed in an ecosystem perspective. In: The Ecosystem Concept in Natural Resource Management, G. Van Dyne, ed. New York, Academic Press, pp. 189—257.
Ballard R. D., Grassle J. F., 1979. Return to oases of the deep; strange world without sun, Nat. Geogr., **156**, 680—703.
Baltensweiler W., 1964. *Zeiraphera griseana* Hubner (Lepidoptera: Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem of cycles, Can. Entomol., **96**, 792—800.
Bardach J. E., 1968. Harvest of the Sea, New York, Harper and Row.

Bardach J. E., 1969. Aquaculture, Science, **161**, 1098—1106.
Barick F. B., 1950. The edge effect of the lesser vegetation of certain Adirondack forest types with particular reference to deer and grouse. Roosevelt Wildl. Bull. 9, 1—146.
Barkley P. W., Seckler D. W., 1972. Economic Growth and Environmental Decay, New York, Harcourt Brace Jovanovich.
Barney G. O., 1980. The Global 2000 Report, See under Council on Environmental Quality.
Barr T. N., 1981. The world food situation and global grain prospects, Science, **214**, 1087—1095.
Barrett G. W., 1969. The effects of an acute insecticide stress on a semienclosed grassland ecosystem, Ecology, **49**, 1019—1035.
Barrett G. W., Rosenberg R. (eds.), 1981. Stress Effects on Natural Ecosystems, New York, John Wiley and Sons.
Bates M., 1964. Man in Nature (2nd ed.), Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall.
Batie S. S., Healy R. G. (eds.), 1980. The Future of American Agriculture as a Strategic Resource, Washington, D. C., The Conservation Foundation, 291 pp.
Bator F. M., 1958. The anatomy of market failure, Quart. J. Econ., **72**, 351—379.
Batra S. W. T., 1982. Biological control in agroecosystems, Science, **215**, 134—139.
Baylor E. R., Sutcliffe W. H., Jr., 1963. Dissolved organic matter in seawater as a source of particulate food, Limnol. Oceanogr., **8**, 369—371.
Bazzaz F. A., 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois, Ecology, 56, 485—488.
Beals E. W., 1969. Vegetational change along altitudinal gradients, Science, **165**, 981—985.
Beck S. D., 1960. Insects and the length of the day, Sci Am., **202**(2), 108—118.
Beecher W. J., 1942. Nesting birds and the vegetation substrate, Chicago, Chicago Ornithological Society.
Beery J. A., 1975. Adaptation of photosynthetic processes to strees, Science, 188, 644—650.
Beeton A. M., 1961. Environmental changes in Lake Erie, Trans. Am. Fish. Soc., **90**, 153—159.
Begon M., Mortimer M., 1981. Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants, Sunderland, Mass., Sinauer Associates.
Belt C. B., Jr., 1975. The 1973 flood and man's constriction of the Mississippi River, Science, 189, 681—684.
Bennett G. W., 1962. Management of Artificial Lakes and Ponds, New York, Reinhold.
Bennett I. L. (Panel Chairman), 1967. The World Food Problem. Report of the Panel on World Food Supply to President's Science Advisory Committee, Three vols., Washington, D. C., Supt. of Documents.
Benton G. S., Blackburn R. T., Snead V. O., 1950. The role of the atmosphere in the hydrological cycle, Trans. Am. Geophys., Union, **31**, 61—73.
Bergmann G., 1944. Holism, historicism and emergence, Philos. Sci., **11**, 209—221.
Berkner L. V., Marshall L. C., 1964. The history of growth of oxygen in the earth's atmosphere. In: The Origin and Evolution of Atmospheres and Oceans, D. J. Brancazio and A. G. W. Cameron, eds. New York, John Wiley and Sons, pp. 102—126.
Berkner L. V., Marshall L. C., 1965. History of major atmospheric components, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **53**, 1215—1226.
Berkner L. V., Marshall L. C., 1966. The role of oxygen. Saturday Review, May 7, 1966, pp. 30—33.

Berlinski D., 1976. On Systems Analysis, Cambridge, Mass., MIT Press.
Bernardi R. (ed.), 1979. Biological and Mathematical Aspects in Population Dynamics, Memorie dell "Instituto di Idrobiologia," Vol. 37, Suppl. Pallanza, Italy.
Bernstein B. B., 1981. Ecology and economics: Complex systems in changing environments, Ann. Rev. Ecol. Syst., 12, 309—330.
Bertalanffy L. von, 1950. An outline of general systems theory, Brit. J. Philos. Sci., 1, 139—164.
Bertalanffy L. von, 1957. Quantitative laws in metabolism and growth, Quart. Rev. Biol., 32, 217—231.
Bertalanffy L. von, 1968. General Systems Theory: Foundations, Development, Application, New York, George Braziller, 295 pp. (Revised edition, 1975.)
Best R., 1962. Production factors in the tropics. In: "Fundamentals of Dry-Matter Production and Distribution," Special issue of Neth. J. Agr. Sci., 10(5), 347—353.
Beverton R. J. H., Holt S. J., 1957. On the dynamics of exploited fish populations, Great Brit. Min. Agr. Fish, Food, Fish. Invest. Ser. 2—19, 1—533.
Beyers R. J., 1962. Relationship between temperature and the metabolism of experimental ecosystems, Science, 136, 980—982.
Beyers R. J., 1963. The metabolism of twelve aquatic laboratory microecosystems, Ecol. Monogr., 33, 281—306.
Beyers R. J., 1964. The microcosm approach to ecosystem biology, Am. Biol. Teacher, 26, 491—498.
Billings W. D., 1952. The environment complex in relation to plant growth and distribution, Quart. Rev. Biol., 27, 251—265.
Billings W. D., 1957. Physiological ecology, Ann. Rev. Plant Physiol., 8, 375—392.
Billings W. D., 1968. Plants, Man and the Ecosystem, Belmont, Calif., Wadsworth, 154 pp.
Birch L. C. 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population, J. Anim. Ecol., 17, 15—26.
Birge E. A., 1915. The heat budgets of American and European lakes, Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts Letters, 18, 166—213.
Bjorkman J., 1966. The effect of oxygen concentration on photosynthesis in higher plants, Physiol. Plantarium, 19, 618—633.
Bjorkman O., 1973. Comparative studies on photosynthesis in higher plants. In: Photophysiology, A. C. Giese, ed. Vol. 8, New York, Academic Press.
Bjorkman O., Beery J., 1973. High efficiency photosynthesis, Sci. Am., 229 (4), 80—93.
Black C. A., 1968. Soil—Plant Relationships (2nd ed.), New York, John Wiley and Sons, 792 pp.
Black C. C., 1971. Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic capacities, Adv. Ecol. Res., 7, 87—114.
Black J. N., 1971. Energy relations in crop production: A preliminary survey, Ann. Appl. Biol., 67, 272—278.
Bliss L. C., 1966. Plant productivity in Alpine microenvironments, Ecol. Monogr., 36, 125—155.
Blum M. S., 1969. Alarm pheromones, Ann. Rev. Entomol., 14, 57—80.
Bodenheimer F. S., 1937. Population problems of social insects, Biol. Rev., 12, 393—430.
Bolin B., 1977. Changes of land biota and their importance for the carbon cycle, Science, 196, 613—615.
Borgstrom G., 1965. The Hungry Planet, New York, Macmillan, 487 pp.
Borgstrom G., 1969. Too Many: An Ecological Overview of Earth's Limitations, New York, Collier Books, 400 pp.
Borgstrom G., 1979. Ecological constraints on global food production. In: Growth without Ecodisasters, Nicholus Polumin, ed. London, Macmillan Press, pp. 293—323.

Bormann F. H., Likens G. E., 1967. Nutrient cycling, Science, **155**, 424—429.
Bormann F. H., Likens G. E., 1979. Pattern and Process in a Forested Ecosystem, New York. Springer-Verlag, 253 pp.
Bormann F. H., Likens G. E., Melillo J. M., 1977. Nitrogen budget for an aggrading northern hardwood ecosystem, Science, **196**, 981—983.
Botkin D. B., Woodwell G. M., Tempel Neal, 1970. Forest productivity estimated from carbon dioxide uptake, Ecology, **51**, 1057—1060.
Botkin J. W., Elmandjra M., Malitza M., 1980. No Limits to Learning. Bridging the Human Gap, A Report to the Club of Rome, New York, Pergamon Press, 159 pp.
Boulding K. E., 1962. A Reconstruction of Economics, New York, Science Editions.
Boulding K. E., 1964. The Meaning of the 20th Century: The Great Transition, New York, Harper and Row.
Boulding K. E., 1966. The economics of the coming spaceship earth. In: Environmental Quality in a Growing Economy, A Resources for the Future Book, Baltimore, Johns Hopkins Press, 314 pp.
Boulding K. E., 1966a. Economics and ecology. In: Future Environments of North America, F. F. Darling and J. P. Milton, eds. Garden City, N. Y., The Natural History Press, pp. 225—234.
Boulding K. E., 1978. Ecodynamics: A New Theory of Societal Evolution. Beverly Hills, Calif., Sage.
Boulding K. E., 1982. Knowledge, resources and the future, A Review of Simon's The Ultimate Resource and Brown's Building a Sustainable Society, BioScience, 32, 343—344.
Bouvonder B., 1979. Impact of green revolution in India, Tech. Forecasting and Social Change, 13, 297—313.
Bouwer H., 1968. Returning wastes to the land, a new role for agriculture, J. Soil Water Cons, **23**, 164—168.
Bowen G. D., 1973. Mineral nutrition of ectomycorrhizae. In: Ectomycorrhizae: Their Ecology and Physiology, G. C. Marks and T. T. Kozlowski, eds., New York, Academic Press.
Bowman K. O., Hutcheson K., Odum E. P., Shenton L. R., 1970. Comments on the distribution of indices of diversity. In: International Symposium on Statistical Ecology, Vol. 3. University Park, The Pennsylvania State University Press.
Box E., 1978. Geographical dimensions of terrestrial net and gross productivity, Radiat. Environ, Biophys., **15**, 305—322.
Braun-Blanquet J., 1932. Plant Sociology: The Study of Plant Communities. G. D. Fuller and H. C. Conard, trans. and eds., New York, McGraw-Hill.
Braun-Blanquet J., 1951. Pflanzensoziologie, Vienna, Springer-Verlag.
Bray J. R., 1956. Gap phase replacement in a maple-basswood forest, Ecology **37**, 598—600.
Bray J. R., 1958. Notes towards an ecologic theory, Ecology, **30**, 770—776.
Bray J. R., Gorham E., 1964. Litter production in forests of the world, Adv Ecol. Res., **2**, 101—157.
Breit W., 1982. The Academic Scribblers (2nd ed.), Hinsdale, Ill., Dryden Press.
Brian M. W., 1956. Exploitation and interference in interspecies competition. J. Anim. Ecol., **25**, 335—347.
Brill W. J., 1977. Biological nitrogen fixation, Sci. Am., *236*(3), 68—81.
Brill W. J., 1979. Nitrogen fixation: Basic to applied, Am. Sci., **67**, 458—466.
Brillouin L., 1949. Life, thermodynamics and cybernetics, Am. Sci., **37**, 354—368.
Brink R. A., Densmore J. W., Hill G. A., 1977. Soil deterioration and the growing world demand for food, Science, **197**, 625—630.

Brock T. D., 1967. Relationship between primary productivity and standing crop along a hot spring thermal gradient, Ecology, 48, 566—571.
Brock T. D., Brock M. L., 1966. Temperature options for algal development in Yellowstone and iceland hot springs, Nature, **209**, 733—734.
Brody S., 1945. Bioenergetics and Growth, New York, Reinhold.
Broecker W. S., Takahashi T., Simpson H. J., Peng T. H., 1979. Fate of fossil fuel carbon dioxide and the global carbon budget, Science, **206**, 409—418.
Brooks J. L., Dodson S. I., 1965. Predation, body size and composition of plankton, Science, **150**, 28—35.
Brower L. P., Ryerson W. N., Coppinger L. L., Glazier S. C., 1968. Ecological chemistry and the palatability spectrum, Science, **161**, 1349—1350. (See also Zoologica 49, 137; 1964.)
Brown F. A., Hastings J. W., Palmer J. D., 1970. The Biological Clock—Two Views, New York, Academic Press, 94 pp.
Brown H. S., 1977. World Food and Nutrition Study, See under National Academy of Science.
Brown H. S., 1978. The Human Future Revisited, New York, Norton.
Brown J. L., 1969. Territorial behavior and population regulation in birds, a review and reevaluation, Wilson Bull., **81**, 293—329.
Brown J. L., Arians G. H., 1970. Spacing patterns in mobile animals, Ann. Rev. Ecol. Syst., **1**, 239—262.
Brown L. L., Wilson E. O., 1956. Character displacement, Syst. Zool., **5**, 49—64.
Brown L. R., 1975. The world food prospect, Science, **190**, 1053—1059.
Brown L. R., 1978. The global economic prospect: New sources of economic stress, Worldwatch Paper No. 20, Washington, D. C., Worldwatch Institute, 56 pp.
Brown L. R., 1978a. The worldwide loss of cropland, Worldwatch Paper No. 24, Washington, D. C., Worldwatch Institute, 48 pp.
Brown L. R., 1980. Food or fuel: New competition for the world croplands, Worldwatch Paper No. 35, Washington, D. C., Worldwatch Institute.
Brown L. R., 1981. Building a Sustainable Society, New York, Norton, 433 pp.
Brown L. R., 1981a. World population growth, soil erosion and food security, Science, **214**, 995—1002.
Brown S., 1981. A comparison of the structure, primary productivity and transpiration of cypress ecosystems in Florida, Ecol. Monogr., **51**(4), 403—427.
Brown W. L., 1961. Mass insect control programs: Four case histories, Psyche, 68, 75—109.
Brugam R. B., 1978. Human disturbance and the historical development of Linsley Pond, Ecology, **59**, 19—36.
Bryson R. A., 1974. A perspective on climatic change, Science, **184**, 753—760.
Buckman H. O., Brody N. C., 1974. The Nature and Properties of Soil (8th ed.), New York, Macmillan.
Budyko M. I., 1955. Atlas of the Heat Balance, Leningrad, See: The heat balance of the earth's surface, Translated by N. A. Stepannova.
Buell M. F., 1956. Spruce-fir and maple-basswood competition in Itasca Park, Minn. Ecology, **37**, 606.
Bullock T. H., 1955. Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikotherms, Biol. Rev., **30**, 311—342.
Burkholder P. R., 1952. Cooperation and conflict among primitive organisms, Am. Sci., **40**, 601—631.
Burris R. H. (ed.), 1978. Future of biological N_2 fixation, BioScience, **28**, 563—592.
Butzer K. W., 1964. Environment and Archaelogy, An Introduction to Pleistocene Geography, Chicago, Aldine Press, 524 pp.

Butzer K. W., 1980. Civilizations: Organisms or systems?, Am. Sci., 68, 517—523.
Cahn R., 1978. Footprints on the Planet: A Search for an Environmental Ethic., New York, Universe Books.
Cain S. A., 1944. Foundations of Plant Geography, New York, Harper and Bros., 556 pp.
Cain S. A., 1950. Lifeforms and phytoclimate, Bot. Rev., 16, 1—32.
Cairns J. (ed). 1970. The structure and function of freshwater microbial communities, Research Division Monograph 3. Blacksburg, Va., Va. Polytechnic Institute and State University, 300 pp.
Cairns J. (ed.), 1980. The Recovery Process in Damaged Ecosystems, Ann Arbor, Mich., Ann Arbor Science, 167 pp.
Cairns J. (ed.), 1982. Artificial Substrates, Ann Arbor, Mich., Ann Arbor Science, 300 pp.
Cairns J., Jr., Dickson K. L., 1971. A simple method for the biological assessment of the effects of water discharges on aquatic bottom dwelling organisms, J. Water Pollution Control Fed., **43**, 755—772.
Cairns J., Dickson K. L., Herrick E. E. (eds.), 1977. Recovery and Restoration of Damaged Ecosystems, Charlottesville, University of Virginia Press, 531 pp.
Calhoun J. B., 1962. Population density and social pathology, Sci. Am., **206**(2), 1399—1408.
Callahan D., 1972. Ethics and population limitations, Science, **175**, 487—494.
Callicott J. B., 1979. Elements of an environmental ethic: Moral considerability and the biotic community, Environ. Ethics, **1**, 71—81.
Calvin M., 1969. Chemical Evolution; Molecular Evolution Towards the Origin of Living Systems on the Earth and Elsewhere, New York, Oxford University Press, 278 pp.
Cameron A. W., 1964. Competitive exclusion between the rodent genera Microtus and Clethrionomys, Evolution, 18, 630—634.
Cannon W. B., 1939. The Wisdom of the Body, New York, Norton.
Carpenter E. J., 1969. A simple, inexpensive algal chemostat, Limnol. Oceanogr., **14**, 720—721.
Carpenter F. L., Recher H. F., 1979. Pollination, reproduction and fire, Am. Nat., **113**, 871.
Carpenter J. R., 1940. Insect outbreaks in Europe, J. Anim. Ecol., **9**, 108—147.
Carson H. L., 1958. Response to selection under different conditions of recombination of *Drosophila*, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **23**, 291—306.
Carson R., 1962. Silent Spring, Boston, Houghton Mifflin.
Castle E. M., 1964. The market mechanism, externalities and land economics, J. Farm Economics, **47**(3), 546.
Caswell H., Reed F., Stephenson S. N., Werner P. A., 1973. Photosynthetic pathways and selected herbivory: A hypothesis, Am. Nat., **107**, 465—480.
Caughley G., 1970. Eruption of ungulate populations with emphasis on Himalayan thor in New Zealand, Ecology, **51**, 53—72.
Chambers K. L. (ed.), 1970. Biochemical Coevolution, Twenty-ninth Biology Colloquium. Corvallis, Oregon State University Press.
Chambers R. S., Herendeen R. A., Joyce J. J., Penner P. S., 1979. Gasohol: Does it or doesn't it produce positive net energy?, Science, **206**, 789—795.
Chapman R. N., 1928. The quantitative analysis of environmental factors, Ecology, **9**, 111—122.
Chapman R. N., 1931. Animal Ecology, with Special Reference to Insects, New York, McGraw-Hill.
Charnov E. L., Schaffer W. M., 1973. Life-history cosequences of natural selection: Cole's result re-visited, Am. Nat., **107**, 791.

Cheng T. C. (ed.), 1971. Aspects of the Biology of Symbiosis, Baltimore, University Park Press.
Chew R. M., 1974. Consumers as regulators of ecosystems, Ohio J. Sci., 74, 359—370.
Chitty D., 1960. Population processes in the vole and their relevance to general theory, Can. J. Zool., 38, 99—113.
Chitty D., 1967. The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations, Proc. Ecol. Soc. Austr., 2, 51—78.
Christensen A. M., McDermott, 1958. Life history and biology of the oyster crab, Pinnotheres ostreum, Say. Biol. Bull., **144**, 146—179.
Christian J. J., 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals, J. Mammal., **31**, 247—259.
Christian J. J., 1963. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth. In: Physiological Mammalogy, W. V. Mayer and R. G. van Gelder, eds. New York, Academic Press, pp. 189—353.
Christian J. J., 1970. Social subordination, population density, and mammalian evolution, Science, **168**, 84—90.
Christian J. J., Davis D. E., 1964. Endocrines, behavior and populations, Science, **146**, 1550—1560.
Clark C. W., 1981. Bioeconomics. In: Theoretical Ecology (2nd ed.), R. M. May, ed. Sunderland, Mass., Sinauer Associates, pp. 387—418.
Clark L. R., 1964. The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae), Austr. J. Zool., **12**, 362—380.
Clark L. R., Geir P. W., Hughes R. D., Morris R. F., 1967. The Ecology of Insect Populations in Theory and Practice, London, Methuen, 232 pp.
Clark W. C., Jones D. D., Holling C. S., 1979. Lessons for ecological policy design: A case study of ecosystem management, Ecol. Model., **7**, 153.
Clarke F. W., 1924. The data of geochemistry, U. S. Geol. Surv. Bull., No. 228.
Clarke G. L., 1954. Elements of Ecology, New York, John Wiley and Sons. (Revised printing, 1965).
Clatworthy J. N., Harper J. L., 1962. The comparative biology of closely related species living in the same area, J. Exp. Bot., **13**, 307—324.
Clements F. E., 1905. Research Methods in Ecology, Lincoln, Neb., Univ. Publ. Co., 199 pp.
Clements F. E., 1916. Plant succession: Analysis of the development of vegetation, Washington, D. C., Publ. Carnegie Inst., **242**, 1512. (See also reprinted edition, 1928, entitled Plant Succession and Indicators. New York, Wilson.)
Clements F. E., Shelford V. E., 1939. Bioecology, New York, John Wiley and Sons.
Cleveland L. R., 1924. The physiological and symbiotic relationships between the intestinal protozoa of termites and their host, with special reference to *Reticulitermes flaipes Koll*ar, Biol. Bull., 46, 177—225.
Cleveland L. R., 1926. Sumbiosis among animals with special reference to termites and their intestinal flagellates, Quart. Rev. Biol., **1**, 51—60.
Cloud P. E., Jr. (ed.), 1969. Resources and Man, San Francisco, W. H. Freeman, 259 pp.
Cloud P. E., Jr. (ed.), 1978. Cosmos, Earth, and Man: A Short History of the Universe, New Haven, Yale University Press.
Coase R. H., 1960. The problem of social cost, J. Law Econ., **3**, 1—44.
Cobb J. C., Dyer T., 1979. Environmental protection or economic prosperity: Georgia, Tennessee and the Tennessee Copper Companies, 1903—1975, Presented at Annual Meeting, Organization of American Historians, New Orleans, 26 pp. +notes (manuscript).
Cody M. L., 1966. A general theory of clutch size, Evolution, **20**, 174—184.
Cody M. L., 1974. Optimization in ecology, Science, **183**, 1156—1164.
Cody M. L., Diamond M. (eds.), 1975. Ecology and Evolution of Communities, Cambridge, Mass., Belknap Press, Harvard University.

Coffin C. C., Hayes F. R., Jodrey L. H., Whiteway S. C., 1949. Exchanges of materials in a lake as studied by the addition of radioactive phosphorus, Can. J. Res., Section C, **27**, 207—222.
Cohen M. N., Malpass R. S., Klein H. G., 1980. Bisocial Mechanisms of Population Regulation, New Haven, Yale University Press.
Cole LaMont C., 1946. A theory for analyzing contagiously distributed populations, Ecology, **27**, 329—341.
Cole LaMont C., 1946a. A study of the cryptozoa of an Illinois woodland, Ecol. Monogr., **16**, 49—86.
Cole LaMont C., 1951. Population cycles and random oscillations, J. Wildl. Mgmt., **15**, 233—251.
Cole LaMont C., 1954. Some features of random cycles, J. Wildl. Mgmt. **18**, 107—109.
Cole LaMont C., 1954a. The population consequences of life history phenomena, Quart. Rev. Biol., **29**, 103—137.
Cole LaMont C., 1957. Sketches of general and comparative demography, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **22**, 1—15.
Cole LaMont C., 1966. Protect the friendly microbes. In: "The Fragile Breath of Life," 10th Anniversary Issue, Science and Humanity Supplement, Saturday Review, May 7, 1966, pp. 46—47.
Coleman D. C., 1976. Energy flow and partitioning in selected man-managed and natural ecosystems, Agro-Ecosystems, **3**, 45—54.
Coleman D. C., Cole C. V., Hunt H. W., Klein D. A., 1978. Trophic interactions in soil as they affect energy and nutrient dynamics, Microb. Ecol., **4**, 345—349, 373—380.
Coleman D. C., Reid C. P. P., Cole C. V., 1983. Biological strategies of nutrient cycling in soil systems, Adv. Ecol. Res., 13 (in press).
Colwell R. K., 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community, Am. Nat., **107**, 737—760.
Colwell R. N. et al., 1963. Basic matter and energy relationships involved in remote reconnaissance, Photogr. Engr., **29**, 761—799.
Comar C. L., 1955. Radioisotopes in Biology and Agriculture: Principles and Practice, New York, McGraw-Hill.
Comar C. L., 1965. The movement of fallout radionuclides through the biosphere and man, Ann. Rev. Nucl. Sci., **15**, 175—206.
Commoner B., 1971. The Closing Circle: Nature, Man and Technology, New York, Alfred A. Knopf.
Connell J. H., 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle, *Chthamalus stellatus*, Ecology, **42**, 133—146.
Connell J. H., 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores, Ann. Rev. Ecol. Syst., **3**, 169—192.
Connell J. H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs, Science, **199**, 1302—1310.
Connell J. H., Orias E., 1964. The ecological regulation of species diversity, Am. Nat., 98, 399—414.
Connell J. H., Slayter R. O., 1977. Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization, Am. Nat., **111**, 1119—1144.
Conner W. H., Day J. W., 1976. Productivity and composition of a bald cypress water tupelo site and a bottomland hardwood site in a Louisiana swamp, Am. J. Bot., **63**, 1354—1364.
Connor E. F., McCoy E. D., 1979. The statistics and biology of the species-area relationship, Am. Nat., **113**, 791—833.
Cooke G. D., 1967. The pattern of autotrophic succession in laboratory microecosystems, BioScience, **17**, 717, 721.

Cooke G. D., Beyers R. J., Odum E. P., 1968. The case for the multi-species ecological system, with special reference to succession and stability. In: Bioregenerative Systems, NASA Special Publication, **165**, 129—139.
Cooper Ch. R., 1961. The ecology of fire, Sci. Am., **204**(4), 150—160.
Copeland B. J., Dorris T. C., 1962. Photosynthetic productivity in oil refinery effluent holding ponds, J. Water Poll. Control Fed., **34**, 1104—1111.
Costanza R., 1980. Embodied energy and economic valuation, Science, **210**, 1219—1224.
Council on Environmental Quality (CEQ), 1972. Integrated Pest Management, Washington, D. C., U. S. Governing Printing Office.
Council on Environmental Quality, 1978. Ninth Annual Report; 1979, Tenth Annual Report, 1980, Eleventh Annual Report; 1981, Twelfth Annual Report, Washington, D. C., U. S. Government Printing Office.
Council on Environmental Quality, 1980. The Global 2000 Report to the President. Entering the Twenty-first Century. Vols. 1, 2, and 3, Washington, D. C., U. S. Government Printing Office. (Textbook edition published by Pergamon Press, Elmsford, N. Y.)
Council on Environmental Quality, 1981. Global Future — Time to Act, G. Speth, ed. Washington, D. C., U. S. Government Printing Office.
Council on Environmental Quality, 1981. Global Energy Futures and the Carbon Dioxide Problem, Washington, D. C., U. S. Government Printing Office, 92 pp.
Council on Environmental Quality, 1981. Contamination of Ground Water by Toxic Organic Chemicals, Washington, D. C., U. S. Government Printing Office.
Cowgill U. M., Hutchinson G. E., 1964. Cultural eutrophication in Lago Monterosi during Roman antiquity, Proc. Int. Assoc. Theoret. Appl. Limnol., 15(12), 644—645.
Cowles H. C., 1899. The ecological relations of the vegetation of the sand dunes of Lake Michigan, Bot. Gaz., **27**, 95—117, 167—202, 281—308, 361—391.
Cox G. W., Atkins M. D., 1979. Agricultural Ecology, San Francisco, W. H. Freeman, 721 pp.
Craighead J. J., Craighead F. C., Jr., 1956. Hawks, Owls and Wildlife, Harrisburg Pa., The Stackpole Co.
Crisp D. (ed.), 1964. Grazing in terrestrial and marine environments, Oxford, Blackwell, 322 pp.
Crocker R. L., 1952. Soil genesis and the pedogenic factors, Quart. Rev. Biol., **27**, 139—168.
Crombie A. C., 1947. Interspecific competition, J. Anim. Ecol., **16**, 44—73.
Crossley D. A., 1963. Consumption of vegetation by insects. In: Radioecology, V. Schultz and A. W. Klement, eds. New York, Reinhold, pp. 427—430.
Crossley D. A., 1964. Biological elimination of radionuclides, Nuclear Safety, 5, 265—268.
Crossley D. A., Bohnsack K. K., 1960. The oribated mite fauna in pine litter, Ecology, **41**, 785—790.
Crossley D. A., Coulson R. N., Gist C. S., 1973. Trophic level effects on species diversity in arthropod communities of forest canopies, Environ. Ent., **2**, 1097—1100.
Crossley D. A., Hoglund M. P., 1962. A litterbag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter, Ecology, **43**, 571—573.
Crossley D. A., Witkamp M., 1964. Forest soil mites and mineral cycling, Acarolgia 137—145.
Crowe B. L., 1969. The tragedy of the commons revisited. Science 166, 1103.
Crowell K. L., 1962. Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda, Ecology, **43**, 75—88.
Currie R. I., 1958. Some observations on organic production in the northeast Atlantic, Rapp. Proc. Verb. Cons. Int. Explor. Mer., **144**, 96—102.

Curtis J. T., 1955. A prairie continuum in Wisconsin, Ecology, 36, 558—566.
Curtis J. T., McIntosh R. P., 1951. An upland forest continuum in the prairie forest border region of Wisconsin, Ecology, **32**, 476—496.
Dale M. B., 1970. Systems analysis and ecology, Ecology, **51**, 2—16.
Dales R. P., 1957. Commensalism. In: Treatise on Marine Ecology and Paleoecology, J. W. Hedgpeth. ed. Vol. 1. Boulder, Col., Geological Society of America, pp. 391—412.
Daly H. E., 1973. Toward a Steady-State Economy, San Francisco, W. H. Freeman.
Darling F. F., 1938. Bird Flocks and the Breeding Cycle, Cambridge, England, Cambridge University Press.
Darling F. F., 1951. The ecological approach to the social sciences, Am. Sci., **39**, 244—254.
Darling F. F., Milton J. P. (eds.), 1966. Future Environments of North America, Garden City, N. Y., Natural History Press, 265 pp.
Darmstadler J., Dunkerley J., Alterman J., 1977. How Industrial Societies Use Energy: A Comparative Analysis, A Resources for the Future Book, Baltimore, Johns Hopkins Press.
Dasmann R. F., 1968. A Different Kind of Country, New York, Macmillan.
Daubenmire R., 1966. Vegetation: Identification of typal communities, Science, **151**, 291—298.
Daubenmire R., 1968. Ecology of fire in grasslands. In: Advances in Ecological Research, J. B. Cragg, ed. Vol. V. New York, Academic Press, pp. 209—266.
Daubenmire R., 1968a. Plant Communities, New York, Harper and Row.
Daubenmire R., 1974. Plants and Environment (3rd ed.), New York, John Wiley and Sons.
Daubenmire R., 1978. Plant Geography; with Special Reference to North America, New York, Academic Press.
Davidson J., 1938. On the growth of the sheep population in Tasmania, Trans. R. Soc. S. Austr., **62**, 342—346.
Davidson J., Andrewartha H. G., 1948. Annual trends in a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera), J. Anim. Ecol., **17**, 193—199, 200—222.
Davis J. J., Foster R. F., 1958. Bioaccumulation of radioisotopes through aquatic food chains, Ecology, **39**, 530—535.
Davis K. (ed.), 1965. Cities, Sci. Am. (Special Issue), **213**(3), 1—280.
Davis M. B., 1969. Palynology and environmental history during the Quaternary Period, Am. Sci., **57**, 317—332.
Day F. P., Monk C. D., 1974. Vegetation patterns on a southern Appalachian watershed, Ecology, **55**, 1064—1074.
Dayton R. K., 1971. Competition, disturbance and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community, Ecol. Monogr., **41**, 351—389.
Dayton R. K., 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community, Ecol. Monogr., **45**, 137—389.
DeBach P., 1964. Biological Control of Insect Pests and Weeds, New York, Reinhold.
DeBenedictis P. A., 1974. Interspecific competition between tadpoles of *R. pipiens* and *R. sylvatica:* An experimental field study, Ecol. Monogr., **44**, 129—151.
Deevey E. S., Jr., 1947. Life tables for natural populations of animals, Quart. Rev. Biol., **22**, 283—314.
Deevey E. S., Jr., 1950. The probability of death, Sci. Am., **182**, 58—60.
Deevey E. S., Jr., 1958. The equilibrium population. In: The Population Ahead, R. G. Francis, ed. Minneapolis, University of Minnesota Press, pp. 64—86.

de la Cruz A. A., 1975. Proximate nutritive value changes during decomposition of salt marsh plants, Hydrobiologia, 47, 475—480.
de la Cruz A. A., 1979. Production and transport of detritus in wetlands. In: Wetland Functions and Values: The State of Our Understanding, Minneapolis, Am. Water Resources Assoc., pp. 162—173.
Delwiche C. C., 1970. The nitrogen cycle, Sci. Am., 223(5), 137—146.
Dendy J. S., 1945. Predicting depth distribution in three TVA storage type reservoirs, Trans. Am. Fish. Soc., 75, 65—71.
Diamond J. M., May R. M., 1981. Island biogeography and the design of natural reserves. In: Theoretical Ecology (2nd ed.), R. M. May, ed. Sunderland, Mass., Sinauer Associates.
Dice L. R., 1952. Measure of spacing between individuals within a population, Contr. Lab. Vert. Biol., U. of Michigan, 55, 1—23.
Dice L. R., 1952a. Natural Communities, Ann Arbor, University of Michigan Press.
Dickinson R. E., 1970. Regional Ecology: The Study of Man's Environment, New York, John Wiley and Sons.
Dobzhansky T., 1968. Adaptedness and fitness. In: Population Biology and Evolution, R. C. Lewontin, ed. Syracuse, N. Y., Syracuse University Press, pp. 109—121.
Dokuchaev V. V., 1889. The zones of nature, (In Russian.), Akad. Nauk Moscow, Vol. 6.
Dommergues Y. R., Krupa S. V., 1978. Interactions Between Non-pathogenic Soil Microorganisms and Plants, New York, Elsevier.
Dougherty E. C., 1959. Introduction to axenic culture of invertebrate metazoa: A goal, Ann. N. Y. Acad. Sci., 77, 27—54.
Drake E. T. (ed.), 1968. Evolution and Environment, New Haven, Yale University Press, 478 pp.
Drury W. H., Nisbet I. C. T., 1973. Succession. J. Arnold Arboretum, 54, 331—368.
Dublin L. I., Lotka A. J., 1925. On the true rate of natural increase as exemplified by the population of the United States, 1920, J. Am. Statist. Assoc., 20, 305—339.
Dubos R., 1976. Symbiosis between the earth and humankind, Science, 193, 459—462.
Dubos R., 1980. The Wooing of Earth: New Perspective on Man's Use of Nature, New York, Charles Scribner's Sons, 183 pp.
Duckham A. N., Jones J. G. W., Robert E. H. (eds.), 1976. Food Production and Consumption. The Efficiency of Human Food Chains and Nutrient Cycles, Amsterdam, North-Holland; New York, Elsevier; 542 pp.
Dugger W. M., Jr., Koukol J., Palmer R. L., 1966. Physiological and biochemical effects of atmospheric oxidants on plants, J. Air Poll. Control Assoc., 16, 467—471.
Dugsdale R. C., 1967. Nutrient limitation in the sea: Dynamics, identification, and significance, Limnol. Oceanogr., 12, 685—695.
Duncan O. D., 1964. Social organizations and the ecosystem. In: Handbook of Modern Sociology, R. E. L. Faris, ed. Chicago, Rand McNally.
Duvigneaud P., 1971. La Synthese Ecologique. Populations, Communantes, Ecosystemes, Biosphere, Noosphere, Paris, Boin.
Dyer M. I., Bokhari U. G., 1976. Plant-animal interactions: Studies of effects of grasshopper grazing on blue grama grass Ecology, 57, 762—772.
Dyksterhuis E. J., 1958. Ecological principles in range evaluation, Bot. Rev., 24, 253—272.
Echholm E., 1975. The other energy crisis: Firewood, Worldwatch Paper No. 1, Washington, D. C., Worldwatch Institute, 22 pp.
Edmondson W. T., 1968. Water-quality management and lake eutrophication: The Lake Washington case. In: Water Resources Management and Public

Policy, T. H. Campbell and R. O. Sylvester, eds. Seattle, University of Washington Press, pp. 139—178.
Edmondson W. T., 1970. Phosphorus, nitrogen and algae in Lake Washington after diversion of sewage, Science, **169**, 690—691.
Edmondson W. T., 1979. Lake Washington and the predictability of limnological events, Arch. Hydrobiol. Bech. Ergobn. Limnol., **13**, 234—241.
Edson M. M., Foin T. C., Knapp C. M., 1981. Emergent properties and ecological research, Am. Nat., **118**, 593—596.
Edwards C. A., 1969. Soil pollutants and soil animals, Sci. Am., **220**(4), 88—92, 97—99.
Edwards C. A., Reichle D. E., Crossley D. A., 1970. The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. In: Analysis of Temperate Forest Ecosystems, D. E. Reichle, ed. Berlin, Springer-Verlag, pp. 147—172.
Egerton F. N., 1968. Leeuwenhoek as a founder of animal demography, J. Hist. Biol., **1**, 1—22.
Egerton F. N., 1969. Richard Bradley's understanding of biological productivity; a study of eighteenth-century ecological ideas, J. Hist. Biol., 2(2), 391—410.
Egler F. E., 1954. Vegetation science concepts. 1. Initial floristic composition—a factor. in old-field vegetation development, Vegetatio, **4**, 412—417.
Ehrenfeld D., 1978. The Arrogance of Humanism, New York, Oxford University Press.
Ehrlich P. R., 1968. The Population Bomb, New York, Ballantine Books.
Ehrlich P. R., Ehrlich A., 1981. Extinction: The Causes and Consequences of Disappearance of Species, New York, Random House, 305 pp.
Ehrlich P. R., Ehrlich A. H., Holdren J. P.., 1977. Ecoscience: Population, Resources, Environment. San Francisco, W. H. Freeman.
Ehrlich P. R., Raven P. H., 1965. Butterflies and plants: A study of coevolution, Evolution, **18**, 586—608.
Einarsen A. S., 1945. Some factors affecting ring-necked pheasant population density, Murrelet, **26**, 39—44.
Eldredge N., Gould S. J., 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In: Models in Paleobiology, T. J. M. Schopf, ed. San Francisco, Freeman, Cooper, pp. 82—115.
Eliassen R., 1952. Stream pallution, Sci. Am., **186**, 17—21.
Ellul J., 1967. The Technological Society, New York, Random House.
Elton Ch., 1927. Animal Ecology, New York, Mcmillan. (2nd ed., 1935; 3rd ed., 1947).
Elton Ch., 1933. The Ecology of Animals, London, Methuen.
Elton Ch., 1942. Voles, Mice and Lemmings: Problems in Population Dynamics, London, Oxford University Press.
Elton Ch., 1958. The Ecology of Invasions by Animals and Plants, London, Methuen, 181 pp.
Elton Ch., 1966. The Pattern of Animal Communities, London, Methuen, 432 pp.
Elwood J. W., Nelson D. J., 1972. Periphyton production and grazing rates in a stream measured with a ^{32}P material balance method, Oikos, **23**, 295—303.
Emanuel W. R., Mulholland R. J., 1976. Linear periodic control with applications to environmental systems, Int. J. Control, **24**(6), 807—820.
Emerson A. E., 1954. Dynamic homeostasis: A unifying principle in organic, social and ethical evolution, Sci. Monthly, **78**(2), 67—85.
Emerson F. C. (ed.), 1973. The economics of environmental problems, Mich. Business Papers No. 58, Ann Arbor, University of Michigan, 98 pp.
Emery K. O., Iselin C. O. D., 1967. Human food from ocean and land, Science, **157**, 1279—1281.

Emlen J. M., 1966. The role of time and energy in food preference, Am. Nat., **100**, 611—617.
Emlen J. M., 1970. Age specificity and ecological theory, Ecology, **51**, 588—601.
Emlen J. T., Dejong M. J., 1981. Intrinsic factors in the selection of foraging substrates by pine warblers; a test of a hypothesis, Auk, **98**, 294—298.
Engellberg J., Boyarsky L. L., 1979. The noncybernetic nature of ecosystems, Am. Nat., **114**, 317—324.
Engelmann M. D., 1968. The role of soil arthropods in community energetics, Am. Zool., 8, 61—69.
Enright J. T., 1970. Ecological aspects of endogenous rhythmicity, Ann. Rev. Ecol. Syst., **1**, 221—238.
Epstein S. S., 1974. Environmental determinants of human cancer. Cancer Res., 34, 2425—2435.
Errington P. L., 1946. Predation and vertebrate populations, Quart. Rev. Biol., **21**, 144—177, 221—245.
Esch G. W., Hazen T. C., 1978. Thermal ecology and stress: A case history for red-sore disease in large-mouth bass. In: Energy and Environmental Stress in Aquatic Systems, Thorp and Gibbons, eds. U. S. Dept. of Energy, Symp. No. 48, Springfield, Va., National Technical Info. Center. pp. 331—363.
Esch G. W., McFarlane R. W. (eds.), 1975. Thermal Ecology II. Energy Research and Development Administration, Springfield, Va., National Technical Info. Center, 404 pp.
Estep M. F., Dabrowski H., 1980. Tracing food webs with stable hydrogen isotopes, Science, **109**, 1537—1538.
Etkins R., Epstein E. S., 1982. The rise of global mean sea level as an indication of climate change, Science, **215**, 287—289.
Evans F. C., 1956. Ecosystem as the basic unit in ecology, Science, **123**, 1227—1228.
Evans F. C., Cain S. A., 1952. Preliminary studies on the vegetation of an old field community in southeastern Michigan, Contr. Lab. Vert. Biol., U. of Michigan, 51, 1—17.
Evans L. T. (ed.), 1963. Environmental Control fo Plant Growth, New York, Academic Press, 449 pp.
Evans L. T. (ed.), 1980. The natural history of crop field, Am. Sci., **68**, 388—397.
Ewel K., Odum H. T., 1978. Cypress swamps for nutrient removal and wastewater recycling. In: Advances in Water and Wastewater Treatment; Biological Nutrient Removal, Ann Arbor, Mich., Ann Arbor Science.
Fager E. W., 1972. Diversity: A sampling study, Am. Nat., **106**, 293—310.
Falk J. H., 1976. Energetics of a suburban lawn ecosystem, Ecology, **57**, 141—150.
Falk J. H., 1977. The frenetic life forms that flourish in suburban lawns, Smithsonian, 8, 90—96.
Farner D. S., 1964. The photoperiodic control of reproductive cycles in birds, Am. Sci., **52**, 137—156.
Farner D. S., 1964a. Time measurement in vertebrate photoperiodism, Am. Nat, **98**, 375—386.
Farnworth E. G., Tidrick T. H., Jordan C. F., Smathers W. M., 1981. The value of natural ecosystems. An economic and ecological framework, Environ. Conserv., 8, 275—282.
Farvar M. T., Milton J. P. (eds.), 1972. The Careless Technology; Ecology and International Development, Garden City, N. Y., Natural History Press, 1030 pp.
Faulkner E. H., 1943. Plowman's Folly, Norman, University of Oklahoma Press, 161 pp.

Feener D. H., 1981. Competition between and species: Outcome controlled by parasitic flies, Science, **214**, 815—817.
Fenchel T. M., 1969. The ecology of marine microbenthos, Part IV. Ophelia, 6, 1—182.
Fenchel T. M., 1978. The ecology of micro- and meiobenthos, Ann. Rev. Ecol. Syst., 9, 99—122.
Fenchel T. M., Kalding S., 1979. Habitat selection and distribution patteerns of 5 species of the amphropod genus *Gammarus*, Oikos, 33. 316—322.
Fernandez L., 1980. Managing chemilcal wastes. In: Nat. Jour. Special Report "Chemical Issues in the News," Washington, D. C.
Fiebleman J. K., 1954. Theory of integrative levels, Brit. J. Philos. Sci., **5**, 59—66.
Filzer P., 1956. Pflanzengemeinschaft und Umwelt, Ergebnisse und Probleme der Botanischen Standortforschung, Stuttgart, Enke.
Finerty J. P., 1980. The Population Ecology of Cycles in Small Mammals, New Haven, Yale University Press.
Finn J. T., 1976. Measures of ecosystem structure and function derived from the analysis of flows, J. Theoret. Biol., **56**, 363—380.
Finn J. T., 1978. Cycling index: A general definition for cycling in compartment models. In: Environmental Chemistry and Cycling Processes, D. C. Adriano and I. L. Brisbin, eds., U. S. Dept. of Energy Symp., No. 45, Springfield, Va., National Technical Info. Center, pp. 138—164.
Fischer A. G., 1960. Latitudinal variations in organic diversity, Evolution, **14**, 64—81.
Fisher A. C., Krutilla J. V., Cicchetti C. J., 1972. The economies of environmental preservation: A theoretical and empirical analysis, Am. Econ. Rev., 62, 605—619.
Flader S. L., 1979. Thinking Like a Mountain: Aldo Leopold and the Evolution of an Ecological Attitude Towards Deer, Wolves and Forest, Lincoln University of Nebraska Press.
Fleischer W. E., 1935. The relation between chlorophyll content and rate of photosynthesis, J. Gen. Physiol., **18**, 573—597.
Flint M. L., Bosch R. van den, 1981. Introduction to Integrated Pest Management, New York, Plenum, 256 pp.
Fogg G. E., 1965. Algal Cultures and Phytoplankton Ecology, Madison, University of Wisconsin Press, 126 pp.
Foin T. C., Jain S. K., 1977. Ecosystem analysis and population biology: Lessons for the development of community ecology, BioScience, **27**, 532—539.
Forbes S. A., 1887. The lake as a microcosm, Bull. Sc. A. Peoria, Reprinted in Ill. Nat. Hist. Surv. Bull., **15**, 537—550, 1925.
Forrester J. W., 1968. Principles of Systems, Cambridge, Mass., Wright-Allen Press.
Forrester J. W., 1971. World Dynamics, Cambridge, Mass., Wright-Allen Press, 142 pp.
Fortescue J. A. C., 1980. Environmental Geochemistry: A Holistic Approach, Ecol. Series 35, New York, Springer-Verlag, 346 pp.
Foster R. F., Davis J. J., 1956. The accumulation of radioactive substances in aquatic forms, Proc. Int. Conf. Peaceful Uses Atomic Energy, Geneva, 13, 364—367.
Frank P. W., 1957. Coactions in laboratory populations of two species of *Daphnia*, Ecology, **38**, 510—518.
Frank P. W., 1965. The biodemography of an intertidal snail population, Ecology, 46, 831—844.
Frank P. W., 1968. Lifé histories and community stability, Ecology, 49, 355—357.
Frankenberg D., Smith K. L., Jr., 1967. Coprophagy in marine animals, Limnol. Oceanogr., **12**, 443—450.

Freeze R. A., Cherry J. A., 1979. Groundwater, Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall.
French N. R., 1965. Radiation and animal population: Problems, progress and projections, Health Physics, **11**, 1557—1568.
Fretwell S. D., 1977. The regulation of plant communities by the food chains exploiting them, Perspect. Biol. Med., **20**, 169—185.
Fried M., Broeshart H., 1967. The Soil-Plant System, New York, Academic Press.
Frieden E., 1972. The chemical elements of life, Sci. Am., **227**(1), 52—60.
Frederichs K., 1930. Die Grundfragen und Gesetzmassigkeiten der landund fortswirtschaftlichen Zoologie, Two vols, Berlin, Paul Parey.
Fritsch A. J., 1980. Environmental Ethics: Choices for Concerned Citizens, New York, Anchor Books.
Fry F. E. J., 1958. Temperature compensation, Ann. Rev. Physiol., **20**, 207—227.
Gabor D., Columbo V., King A., Galli R., 1978. Beyond the Age of Waste, A Report to the Club of Rome, New York, Pergamon Press.
Gadgil M., Bossert W. H., 1970. Life historical consequences of natural selection, Am. Nat., **104**, 1—24.
Gadgil M., Solbrig O. T., 1972. The concept of r and K selection: Evidence from wild flowers and some theoretical considerations, Am. Nat., **106**, 14—31.
Galbraith J. K., 1958. The Affluent Society, New York, The New American Library.
Galbraith J. K., 1967. The New Industrial State, Boston, Houghton Mifflin, 427 pp.
Gardner M. R., Ashby W. R., 1970. Connectance of large dynamic cybernetic systems: Critical values for stability, Nature, **288**, 784.
Garrels R. M., Mackenzie F. T., Hunt C., 1975. Chemical cycles and the global environments; assessing human influences, Los Altos, Calif., William Kaufmann, 206 pp.
Garren K. H., 1943. Effects of fire on the vegetation of the southeastern United States, Bot. Rev., **9**, 617—654.
Gasaway Ch. R., 1970. Changes in the fish population of Lake Francis Case in South Dakota in the first 16 years of impoundment, Tech. Paper No. 56, Washington, D. C., Bureau of Sport Fisheries and Wildlife.
Gates D. M., 1962. Energy Exchange in the Biosphere, New York, Harper and Row, 151 pp.
Gates D. M., 1963. The energy environment in which we live, Am. Sci., **51**, 327—348.
Gates D. M., 1965. Radiant energy, its receipt and disposal, Metero, Monogr., **6**. 1—26.
Gates D. M., 1965a. Energy, plants and ecology, Ecology, **46**, 1—13.
Gates D. M., 1971. The flow of energy in the biosphere, Sci. Am., **224**(3), 88—99.
Gates D. M., 1980. Biophysical Ecology, New York, Springer-Verlag, 640 pp.
Gates J. E., Gysel L. W., 1978. Avian nest dispersion and fledgling success in a field-forest ecotone, Ecology, **59**, 871—883.
Gause G. F., 1932. Ecology of populations, Quart. Rev. Biol., **7**, 27—46. (See also Quart. Rev. Biol., **11**, 320—336, 1936.)
Gause G. F., 1934. The Struggle for Existence, Baltimore, Williams and Wilkins, 163 pp.
Georgescu-Roegen N., 1971. The Entropy Law and the Economic Process, Cambridge, Mass., Harvard University Press.
Georgescu-Roegen N., 1977. Bioeconomics. In: The Political Economy of Food and Energy, L. Junker, ed. Michigan Business Papers No. **62**, Ann Arbor, University of Michigan, pp. 105—134.

Georgescu-Roegen N., 1977a. The steady-state and ecological salvation: A thermodynamic analysis, BioScience, **27**, 266—271.

Georgescu-Roegen N., 1977b. Energy and Economic Myths, Elmsford, N. Y., Pergamon Press.

Gessner F., 1949. Der chlorophyllgehalt in see and seine photosynthetische Valenz als geophysikalishes problem, Schweizer Z. Hydrologie, **11**. 378—410.

Giarini O., 1980. Dialogue on Wealth and Welfare: An Alternate View of World Capital Formation, A Report to the Club of Rome, New York, Pergamon Press.

Gibbons J. W., Sharitz R. R., 1974. Thermal alteration of aquatic ecosystems, Am. Sci., **62**, 660—670.

Gibbons J. W., Sharitz R. R. (eds.), 1981. Thermal Ecology, U. S. Atomic Energy Commission, Springfield, Va., National Technical Info. Center, 670 pp.

Gibson D. T., 1968. Microbial degradation of aromatic compounds, Science, **161**, 1093—1097.

Giesy J. P. (ed.), 1980. Microcosms in Ecological Research, U. S. Dept. of Energy Symp. No. 52, Springfield, Va., National Technical Info. Center, 1110 pp.

Gifford C. E., Odum E. P., 1961. Chlorophyll — a content of intertidal zones on a rocky seashore, Limnol. Oceanogr., **6**, 83—85.

Gilbert L. E., Raven P. H. (eds.), 1975. Coevolution of Animals and Plants, Austin, University of Texas Press. (Revised edition, 1980).

Gilliland M. W., 1975. Energy analysis and public policy, Science, **180**, 1051—1056.

Gilliland M. W. (ed.), 1978. Energy Analysis: A New Public Policy Tool, Selected Symposium 9, American Association for the Advancement of Science, Boulder, Col., Westview Press.

Gilpin M. E., 1975. Group Selection in Predator-Prey Communities, Princeton, N. J., Princeton University Press.

Glasser J. W., 1979. The role of predation in shaping and maintaining the structure of communities, Am. Nat., **113**, 631—641.

Glasser J. W., 1982. On the causes of temporal change in communities: Modification of the biotic environment, Am. Nat., **119**, 375—390.

Glasstone S. (ed.), 1957. The Effects of Nuclear Weapons, Washington, D. C., U. S. Atomic Energy Commission.

Gleason H. A., 1917. The structure and development of the plant association, Bull. Torrey Bot. Club, **44**, 463—481.

Gleason H. A., 1926. The individualistic concept of the plant association, Bull. Torrey Bot. Club, **53**, 7—26.

Glemarec M., 1979. Problèmes d'ecologie dynamique et de succession en Baie de Concerneau, Vie Milou, Vol. 28—29, Fasc. 1, Ser. AB, pp. 1—20.

Goldman C. R., 1960. Molybdenum as a factor limiting primary productivity in Castle Lake, California, Science, 132, 1016—1017.

Goldman C. R. (ed.), 1965. Primary productivity in aquatic environments, Berkeley, University of California Press, 464 pp.

Goldschmidt V. M., 1954. Geochemistry, Oxford, Clarendon Press, 730 pp.

Golley F. B., 1960. Energy dynamics of a food chain of a old-field community, Ecol. Monogr., **30**, 187—206.

Golley F. B., 1968. Secondary productivity in terrestrial communities, Am. Zool., 8, 53—59.

Golley F. B., 1983. The historical origins of the ecosystem concept in biology, In press.

Golley F. B., McGinnis J. T., Clements R. G., Childs G. I., Duever M. J., 1975. Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem, Athens, University of Georgia Press.

Goodall D. W., 1963. The continuum and the individualistic association, Vegetatio, **11**, 297—316.

Gorden R. W., 1969. A proposed energy budget of a soybean field, Bull. Ga. Acad. Sci., **27**, 4152.

Gorden R. W., Beyers R. J., Odum E. P., Eagon E. G., 1969. Studies of a simple laboratory microecosystem: Bacterial activities in a heterothrophic succession, Ecology, **50**, 86—100.

Gordon H. T., 1961. Nutritional factors in insect resistance to chemicals, Ann. Rev. Entomol., **6**, 27—54.

Gorham E., Vitousek P. M., Reiners W. A., 1979. The regulation of chemical budgets over the course of terrestrial succession, Ann. Rev. Ecol. Syst., **10**, 53—84.

Gornitz V., Lebedeff S., Hansen J., 1982. Global sea level trend in the past century, Science, **125**, 1611—1614.

Gosselink J. G., Odum E. P., Pope R. M., 1974. The Value of the Tidal Marsh, LSU-SG-74-03, Center Wetland Resources, Louisiana State University, Baton Rouge, 33 pp.

Gould S. J., 1977. The return of hopeful monsters, Nat. Hist., **86**, 22—30.

Gould S. J., 1982. Darwinism and the expansion of evolutionary theory, Science, **216**, 380—387.

Gould S. J., Eldredge N., 1977. Punctuated equilibria: The tempo and mode of evolution reconsidered, Paleobiology, **3**, 115—151.

Goulden C. (ed.), 1977. Changing Scenes in Natural Sciences, Special Publication 12, Philadelphia, Academy of Natural Sciences.

Graham S. A., 1951. Developing forests resistant to insect injury, Sci. Monthly, **73**, 235—244.

Grinnell J., 1917. Field test of theories concerning distributional control, Am. Nat., **51**, 115—128.

Grinnell J., 1928. Presence and absence of animals, Univ. Calif. Chron., **30**, 429—450.

Gross A. O., 1947. Cyclic invasion of the snowy owl and the migration of 1945—46, Auk, **64**, 584—601.

Grunchy A. G., 1947. Modern Economic Thought: The American Contribution, Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall.

Grzenda A., Caver G. J., Nicholson H. P., 1964. Water pollution by insecticides in an agricultural river basin. II. The zooplankton, bottom fauna, and fish, Limnol. Oceanogr., **9**, 318—323.

Gutierrez L. T., Fey W. R., 1975. Feedback dynamics analysis of secondary successional transients in ecosystems, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **72**, 2733—2737.

Gutschick V. P., 1978. Energy and nitrogen fixation, BioScience, **28**, 571—575.

Haag J., 1981. A yearning for synthesis: Organic thoughts since 1945, Int. J. Social Econ., **8**, 87—111.

Haagen-Smith A. J., 1963. The control of air pollution., Sci. Am., **209**(1), 24—29.

Haagen-Smith A. J., Darley E. F., Zaitlin E. F., Hull M., Noble W., 1952. Investigation of injury to plants from air pollution in the Los Angeles area, Plant Physiol., **27**, 18—34.

Haines E. B., Hanson R. B., 1979. Experimental degradation of detritus made from salt marsh plants *Spartina alterniflora, Salicornus virginia* and *Juncus roemerianus*, J. Exp. Marine Biol. Ecol., **40**, 27—40.

Haines E. B., Montague C. L., 1979. Food sources of estuarine invertebrates analyzed using $^{13}C/^{12}C$ rations, Ecology, **60**, 48—56.

Hairston N. G., 1959. Species abundance and community organization, Ecology, **40**, 404—416.

Hairston N. G., Smith F. K., Slobodkin L. B., 1960. Community structure, population control and competition, Am. Nat., **94**, 421—425.

Halfon E. (ed.), 1979. Theoretical Systems Ecology: Advances and Case Studies, New York, Academic Press, 516 pp.
Hall Ch. A. S., Day J. W., 1977. Systems and models: Terms and basic principles. In: Ecosystem Modeling in Theory and Practice, C. Hall and J. Day, eds., New York, John Wiley and Sons, pp. 5—36.
Hamilton W. J. III, Watt K. E. F., 1970. Refuging, Ann. Rev. Ecol. Syst., **1**, 263—286.
Hannon B., 1973. The structure of ecosystems, J. Theoret. Biol., **41**, 535—546.
Hannon B., 1973a. An energy standard of value, Ann. Am. Acad. Political Social Sci., **410**, 139—153.
Hannon B., 1974. Energy, manpower and the highway trust fund, Science, **185**, 669—675.
Hannon B., 1979. Total energy costs in ecosystems, J. Theoret. Biol., **80**, 271—293.
Hansson L., 1979. On the importance of landscape heterogeneity in northern regions for breeding population density of homeotherms: A general hypothesis, Oikos, **33**, 182—189.
Hardin G., 1960. The competitive exclusion principle, Science, **131**, 1292—1297.
Hardin G., 1963. The cybernetics of competition. A biologist's view of society, Perspect. Biol. Med., **7**, 58—84.
Hardin G., 1968. The tragedy of the commons, Science, **162**, 1243—1248.
Hardin G., 1977. The Limits of Altruism: An Ecologist's View of Survival, Bloomington, Indiana University Press.
Hardin G., Boden J., 1977. Managing the Commons, San Francisco, W. H. Freeman.
Harlan J. R., 1974. Our vanishing genetic resources, Science, **188**, 618—621.
Harley J. L., 1952. Associations between microorganisms and higher plants (mycorrhiza), Ann. Rev. Microbiol., **6**, 367—386.
Harley J. L., 1959. The Biology of Mycorrhiza, Plant Science Monographs. London, Leonard Hill; New York, Interscience, 233 pp.
Harper J. L., 1961. Approaches to the study of plant competition. In: "Mechanisms in Biological Competition.", Symp. Soc. Exp. Biol., Number XV, pp. 1—268.
Harper J. L., 1969. The role of predation in vegetational diversity. In: Diversity and Stability in Ecological Systems, G. M. Woodwell and H. H. Smith, eds., Brookhaven Symp. Biol., Number 22. Upton, N. Y., Brookhaven National Laboratory, pp. 48—62.
Harper J. L., 1974. Agricultural ecosystems, Agro-Ecosystems, **1**, 1—6.
Harper J. L., 1977. Population Biology of Plants, New York and London, Academic Press, 892 pp. (Paperback edition, 1981.)
Harper J. L., 1977a. The contributions of terrestrial plant studies to the development of the theory of ecology. In: Changing Scenes in Natural Science, C. E. Goulden, ed. Special Publication 12, Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Lancaster, Pa., Fulton Press, pp. 139—157.
Harper J. L., Clatworthy J. N., 1963. The comparative biology of closely related species. VI, Analysis of the growth of *Trifolium repens* and *T. fragifesum* in pure and mixed populations, J. Exp. Bot., **14**, 172—190.
Harper J. L., White J., 1974. The demography of plants, Ann. Rev. Ecol. Syst., **5**, 419—463.
Harris E., 1959. The nitrogen cycle in Long Island Sound, Bull. Bingham Oceanogr. Coll., **17**, 31—65.
Harris P., 1974. A possible explanation of plant yield increases following insect damage, AgroEcosystems, **1**, 219—225.
Harrison A. D., 1962. Hydrobiological studies of all saline and acid still waters in Western Cape Province, Trans. R. Soc. S. Afr., **36**, 213.
Hart J. S., 1952. Lethal temperatures of fish from different latitudes, Publ. Ontario Fish. Res. Lab., **72**, 1—79.

Hart M. L. (ed.), 1962. Fundamentals of dry-matter production and distribution, Neth. J. Agr. Sci., **10**, 309—444 (special issue).

Hartenstein R., 1981. Sludge decomposition and stabilization, Science, **212**, 743—749.

Harvey H. W., 1950. On the production of living matter in the sea off Plymouth, J. Marine Biol. Assoc. U. K. n. s., **29**, 97—137.

Harwell M. A., Cropper W. P., Ragsdale H. L., 1977. Nutrient cycling and stability: A reevaluation, Ecology, **58**, 660—666.

Haskell E. F., 1940. Mathematical systemization of "environment," "organism" and "habitat.", Ecology, **21**, 1—16.

Haskell E. F., 1942. The religious force of a unified science, Sci. Monthly, **54**, 545—551.

Haskell E. F., 1949. A clarification of social science, Main Currents in Modern Thought, **7**, 45—51.

Haskell E. F., 1972. Full Circle: The Moral Force of Unified Science, New York, Gordon and Breach.

Hasler A. D., 1947. Eutrophication of lakes by domestic drainage, Ecology, 28, 383—395.

Hasler A. D., 1969. Cultural eutrophication is reversible, BioScience, **19**, 425—431.

Hasler A. D. (ed.), 1975. Coupling of Land and Water Systems, New York, Springer-Verlag, 309 pp.

Hawkes H. A., 1963. The Ecology of Waste Water Treatment, New York, Pergamon Press, 203 pp.

Hawkins A. S., 1940. A wildlife history of Faville Grove, Wisconsin. Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts Letters, **32**, 39—65.

Hawrylyshyn B., 1980. Road Maps to the Future: Toward More Effective Societies, A Report to the Club of Rome, New York, Pergamon Press.

Hayes F. R., Coffin C. C., 1951. Radioactive phosphorus and exchange of lake nutrients, Endeavour, **10**, 78—81.

Hazard T. P., Eddy R. E., 1950. Modification of the sexual cycle in the brook trout (*Salvelinus fontinalis*) by control of light, Trans. Am. Fish. Soc., 80, 158—162.

Heald E. J., Odum W. E., 1970. The contribution of mangrove swamps to Florida fisheries, Proc. Gulf Carib. Fish. Inst., **22**, 130—135.

Heath R. T., 1979. Holistic study of an aquatic microcosm: Theoretical and practical implications, Int. J. Environ. Studies, **13**(2), 87—93.

Heatwold H., Levine K., 1972. Trophic structure, stability and faunal change during recolonization, Ecology, **53**, 531—534.

Hedgpeth J. W. (ed.), 1957. Treatise on Marine Ecology and Paleoecology, Vol. 1, Ecology, New York, The Geological Society of America, 1296 pp.

Hegner R., 1938. Big Fleas Have Little Fleas, or Who's Who Among the Protozoa, Baltimore, Williams and Wilkins.

Heinrich B., 1979. Bumblebee Economics, Cambridge, Mass., Harvard University Press, 224 pp.

Heinrich B., 1980. The role of energetics in bumblebee-flower interrelationships. In: Coevolution of Animals and Plants, L. E. Gilbert a nd P. H. Raven, eds. Austin, University of Texas Press, pp. 141—158.

Heller A. (ed.), 1972. The California Tomorrow Plan, Los Altos, Calif., William Kaufmann.

Henderson G. S., 1975. Letter to editor, BioScience, **25**, 770.

Henderson H., 1978. Creating Alternate Futures: The End of Economics, New York, Berkley, 403 pp.

Henderson J. V., 1974. Optimum city size: The external diseconomy questions, J. Polit. Econ., Chicago, (82) n. r. 2, p. 373.

Henle P., 1942. The status of emergence, J. Philos., **39**, 483—493.

Henry S. M. (ed.), 1966. Symbiosis, Two volumes, New York, Academic Press., Vol. 1, 478 pp.; Vol. 2, 400 pp.

Herrera R., Jordan C. F., Klinge H., Medina E., 1978. Amazon ecosystems. Their structure and functioning with particular emphasis on nutrients, Intersciencia, **3**, 223—232.

Hibbert A. R., 1967. Forest treatment effects on water yield. In: International Symposium on Forest Hydrology, W. E. Sopper and H. W. Lull, eds., New York, Pergamon Press, pp. 527—543.

Hickey J. J., Anderson D. W., 1968. Chlorinated hydrocarbons and egg shell changes in raptorial and fish-eating birds, Science, **162**, 271—272.

Hickling C. F., 1948. Fish farming in the Middle and Far East, Nature, **161**, 743—751.

Hill J., Durham S. L., 1978. Input, signals and control in ecosystems. In: Proc. 1978 Conference on Acoustics, Speech and Signal Processing. Tulsa, Okla, New York, Inst. Electrical and Electronics Engineers, pp. 391—397.

Hill J., Wiegert R. G., 1980. Microcosms in ecological modelling. In: Microcosms in Ecological Research, J. P. Giesy, ed. U. S. Dept. of Energy Symp. 52, Springfield, Va., National Technical Information Service, pp. 138—163.

Hills G. A., 1952. The classification and evaluation of site for forestry, Res. Rep. No. 24, Ontario Dept. of Lands and Forests.

Hirsch F., 1978. Social Limits to Growth, Cambridge, Mass., Harvard University Press, 208 pp.

Hjort J., 1926. Fluctuations in the year classes of important food fishes, J. du Conseil Permanent Internationale pour l'Exploration de la Mer, **1**, 1—38.

Ho M. W., Saunders P. T., 1979. Beyond neo-Darwinism, an epigenetic approach to evolution, J. Theoret. Biol., **78**, 573—591.

Hoch I., 1976. City size: Effects, trends and policies, Science, **193**, 856—863.

Holdgate M. W., Woodman M. J. (eds.), 1978. The Breakdown and Restoration of Ecosystems, New York, Plenum, 496 pp.

Holdren J. P., Ehrlich P. R., 1974. Human population and the global environment, Am. Sci., **62**, 282—292.

Holeman J. N., 1968. The sediment yield of major rivers of the world. Water Res., **4**, 737—747.

Holling C. S., 1961. Principles of insect predation, Ann. Rev. Entomol., **6** 163—182.

Holling C. S., 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation, Mem. Entomol. Soc. Canada, No. 45, 60 pp.

Holling C. S., 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density, Mem. Entomol. Soc. Canada, No. 48, 86 pp.

Holling C. S., 1973. Resilience and stability of ecological systems, Ann. Rev. Ecol. Syst., **4**, 1—23.

Holling C. S. (ed.), 1978. Adaptive Environmental Assessment and Management, New York, Wiley-Interscience.

Holling C. S., 1980. Forest insects, forest fires, and resilience. In: Fire Regimes and Ecosystem Properties, H. Mooney, J. M. Bonnicksen, N. L. Christensen, J. E. Lotan, and W. E. Reiners, eds. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep., WO-26.

Holt S. J., 1969. The food resources of the ocean, Sci. Am., **221**(3), 178—194.

Hopkinson C. S., Day J. W., 1980. Net energy analysis of alcohol production from sugarcane, Science, **207**, 302—304.

Horn H. S., 1974. The ecology of secondary succession, Ann. Rev. Ecol. Syst., 5, 25—37.

Horn H. S., 1975. Forest succession, Sci. Am., **232**, 90—98.

Horn H. S., 1981. Succession. In: Theoretical Ecology (2nd ed.), R. M. May, ed. Sunderland, Mass., Sinauer Associates.

Howarth R. W., Teal J. M., 1979. Sulfate reduction in a New England salt marsh, Limnol. Oceanogr., **24**, 999—1113.

Howarth R. W., Teal J. M., 1980. Energy flow in a salt marsh ecosystem: The role of reduced inorganic sulfur compounds, Am. Nat., **116**, 862—872.

Hubbell S. P., 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest, Science, **203**, 1299—1309.

Huber D. M., Warren H. L., Nelson D. W., Tsai C. Y., 1977. Nitrification inhibitors — new tools for food production, BioScience, 27, 523—529.

Huettner D. A., 1976. Net energy analysis: An economic assessment, Science, **192**, 101—104.

Huffaker C. B., 1957. Fundamentals of biological control of weeds, Hilgardia, **27**, 101—167.

Huffaker C. B., 1959. Biological control of weeds with insects, Ann. Rev. Entomol., 4, 251—276.

Huffaker C. B., Kennett C. E., 1956. Experimental studies on predation: Predation and cyclamen-mite populations on strawberries in California, Hilgardia, 26, 191—222.

Hulbert M. K., 1971. The energy resources of the earth, Sci. Am., **224**(3).

Humphreys W. F., 1978. Ecological energetics of *Geolycosa godeffroyi* (Aruneae: Lycosidae) with an appraisal of production efficiency of ectothermic animals, J. Anim. Ecol., **47**, 627—652.

Hungate F. P., 1963. Symbiotic associations: The rumen bacteria. In: Symbiotic Associations, 13th Symp. Soc. Gen. Microbiol., New York, Cambridge University Press, pp. 266—297.

Hungate F. P., 1966. The Rumen and Its Microbes. New York, Academic Press, 533 pp.

Hungate F. P., 1975. The rumen microbial ecosystem, Ann. Rev. Ecol. Syst., 6, 39—66.

Hunter W. S., Vernberg W. B., 1955. Studies on oxygen consumption of digenetic trematodes. II. Effects of two extremes in oxygen tension, Exp. Parasit., 4, 427—434.

Huston M., 1979. A general hypothesis of species diversity, Am. Nat., **113**, 81—101

Hutcheson K., 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula, J. Theoret. Biol., 29, 151—154.

Hutchinson G. E., 1944. Nitrogen and biogeochemistry of the atmosphere, Am. Sci., **32**, 178—195.

Hutchinson G. E., 1948. On living in the biosphere, Sci, Monthly, **67**, 393—398.

Hutchinson G. E., 1948a. Circular causal systems in ecology, Ann. N. Y. Acad. Sci., **50**, 221—246.

Hutchinson G. E., 1950. Survey of contemporary knowledge of biogeochemistry. III. The biogeochemistry of vertebrate excretion, Bull. Am. Mus. Nat. Hist., **95**, 554.

Hutchinson G. E., 1953. The concept of pattern in ecology, Proc. Acad. Nat. Sci. (Phila.). **105**, 1—12.

Hutchinson G. E., 1957. A Treatise on Limnology. Vol. I, Geography, Physics and Chemistry, New York, John Wiley and Sons, 1015 pp.

Hutchinson G. E., 1957a. Concluding remarks, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **22**, 415—427.

Hutchinson G. E., 1959. Homage to Santa Rosalina. or why are there so many kinds of animals?. Am. Nat., **93**. 145—159.

Hutchinson G. E., 1961. The paradox of the plankton, Am. Nat., **107**, 406—425.

Hutchinson G. E., 1964. The lacustrine microcosm reconsidered, Am. Sci., **52**, 331—341.

Hutchinson G. E., 1965. The niche: An abstractly inhabited hyper-volume. In: The Ecological Theatre and the Evolutionary Play, New Haven, Yale University Press, pp. 26—78.

Hutchinson G. E., 1967. A Treatise on Limnology, Vol. II, Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton, New York, John Wiley and Sons, 1115 pp.

Hutchinson G. E., 1967a. Ecological biology in relation to the maintenance and improvement of the human environment. In: Applied Science and Technical Progress, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, pp. 171—184.

Hutchinson G. E., 1978. An Introduction to Population Biology, New Haven, Yale University Press, 260 pp.

Hutchinson G. E., Bowen V. T., 1948. A direct demonstration of phosphorus cycle in a small lake, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **33**, 148—153.

Hutner S. H., Provasoli L., 1964. Nutrition of algae, Am. Rev. Plant Physiol., **15**, 37—56.

Huxley J., 1935. Chemical regulation and the hormone concept, Biol. Rev., **10**, 427.

Huxley T. H., 1863. Evidence as to Man's Place in Nature. (Reprinted with an introduction by Ashley Montagu, Ann Arbor Paperbacks, University of Michigan Press, 1959, 184 pp.)

Hynes H. B. N., 1960. The Biology of Polluted Waters, Liverpool, Liverpool University Press, 202 pp.

Itô Y., 1959. A comparative study on survivorship curves for natural insect populations, Jpn. J. Ecol., **9**, 107—115.

Itô Y., 1971. Some notes on the competitive exclusion principle, Res. Pop. Ecol., XIII, 46—54.

Ivlev V. S., 1945. The biological productivity of waters. In. Uspekhi Souremnnoi Biologii (Advances in Modern Biology), **19**, 98—120. (In Russian; English translation by W. E. Ricker.) J. Fish. Res. Bd. Can., 23, 1727—1759, 1966.

Jackson J. B. C., 1968. Bivalves; spatial and size-frequency distributions of two intertidal species, Science, **161**, 479—480.

Jackson W., Bender M., 1981. New roots for American agriculture, J. Soil Water Cons., Nov. — Dec., pp. 320—324.

Jahoda M., 1982. Wholes and parts; meaning and mechanisms, Nature, **296**, 8—14.

Jannasch H. W., 1969. Estimations of bacterial growth rates in natural waters, J. Bacteriol., 99, 156—160.

Jannasch H. W., Jones G. E., 1959. Bacterial populations in seawater as determined by different methods of enumeration, Limnol. Oceanogr., 4, 128—138.

Jansen D. H., 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America, Evolution, **20**, 249—275.

Jansen D. H., 1967. Interaction of the bull's horn acacia (*Acacia cornigera L.*) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico, Univ. Kansas Sci. Bull., **57**, 315—558. (See also Ecology, 48, 26—35, 1967.)

Jantsch E., 1980. The Self-Organizing Universe, Oxford, Pergamon Press, 343 pp.

Jassby A. D., Goldman Ch. R., 1974. A quantitative measure of succession role and its application to the phytoplankton of lakes, Am. Nat., **108**, 688—693.

Jeffries H. P., 1979. Biochemical correlates of a seasonal change in marine communities Am. Nat., **113**, 643—658.

Jenkins J. H., Fendley T. T., 1968. The extent of contamination, detention and health significance of high accumulation of radioactivity in southeastern game populations, Proc. 22nd Annual Conf. Southeast Assoc. Game and Fish Commissioners, 22. 89—95.

Jenny H., 1980. Alcohol or humus?, Science, **209**, 444.

Jenny H., Arkley R. J., Schultz A. M., 1969. The pygmy forest-podsol ecosystem and its dune associates of the Mendocino coast, Madrono, **20**, 60—75.

Johannes R. E., 1964. Phosphorus excretion in marine animals; microzooplankton and nutrient regeneration, Science, **146**, 923—924.

Johannes R. E., 1965. The influence of marine protozoa on nutrient regeneration, Limnol. Oceanogr., **10**, 434—442.

Johannes R. E., 1968. Nutrient regeneration in lakes and oceans. In: Advances in Microbiology of the Sea, M. Droop and E. J. Ferguson Wood, eds. Vol. I, New York, Academic Press, pp. 203—213.

Johnson L. E., Albee L. R., Smith R. O., Moxon A. L., 1951. Cows, calves and grass, South Dakota Agr. Expt. Sta.. Bull., No. 412.

Johnson M. P., Raven P. H., 1970. Natural regulation of plant species diversity, Evol. Biol., **4**, 127—162.

Johnson P. L. (ed.), 1969. Remote Sensing in Ecology, Athens, University of Georgia Press, 244 pp.

Johnson P. L., 1970. Dynamics of carbon dioxide and productivity in an arctic biosphere, Ecology, **51**, 73—80.

Johnson W. C., Sharpe D. M., 1976. An analysis of forest dynamics in the northern Georgia piedmont, Forest. Sci., **22**, 307—322.

Johnston D. W., Odum E. P., 1956. Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmont in Georgia, Ecology, **37**, 50—62.

Jones J. R. E., 1949. A further ecological study of a calcareous stream in the "Black Mountain" district of south Wales, J. Anim. Ecol., **18**, 142—159.

Jones T. E., 1977. Current prospects of sustainable economic growth. In: Goals in a Global Community. (The original background papers for Goals of Mankind, A Report to the Club of Rome.) E. Laszlo and J. Bierman, eds. New York, Oxford, Frankfurt, Pergamon Press, pp. 117—179.

Jordan C. F., 1971. A world pattern in plant energetics, Am. Sci., **59**(4), 425—433.

Jordan C. F., Herrera R., 1981. Tropical rain forests: Are nutrients really critical?, Am. Nat., **117**, 167—180.

Jordan C. F., Kline J. R., 1972. Mineral cycling: Some basic concepts and their application in a tropical rain forest, Ann. Rev. Ecol. Syst., **3**, 33—50.

Jordan C. F., Kline J. R., Sasscer D. E., 1972. Relative stability of mineral cycles in forest ecosystems, Am. Nat., **106**, 237—253.

Jorgenson B. B., Fenchel T. M., 1974. The sulfur cycle of a marine sediment model system, Marine Biol., **24**, 189—201.

Juday C., 1940. The annual energy budget of an inland lake, Ecology, **21**, 438—450.

Juday C., 1942. The Summer standing crop of plants and animals in four Wisconsin lakes, Trans. Wisc. Acad. Sci., **34**, 103—135.

Junnings T. J., Barkham J. P., 1979. Niche separation in woodland slugs, Oikos, **33**, 127—131.

Kahl M. P., 1964. The food ecology of the wood stork, Ecol. Monogr., **34**, 97—117.

Kahn A. E., 1966. The tyranny of small decisions: Market failures, imperfections and the limits of economies, Kyklos, **19**, 23—47.

Kahn H., Wiener A., 1967. The Year 2000, New York, William Morrow.

Kahn H., Broun W., Leon M., 1976. The Next 200 years, New York, William Morrow.

Kale H. W., 1965. Ecology and bioenergetics of the long-billed marsh wren *Telmatodytes palustris griseus* (Brewster) in Georgia salt marshes, Publ. No. 5, Cambridge, Mass., Nuttall Ornithol. Club, 142 pp.

Kamen M. D., 1953. Discoveries in nitrogen fixation, Sci. Am., **188**, 38—42.

Kamen M. D., Gest H., 1949. Evidence for a nitrogenase system in the photosynthetic bacterium *Rhodospirillum rubrum*, Science, **109**, 560.

Kardos L. T., 1967. Waste water renovation by the land: A living filter. In: Agriculture and Quality of Our Environment, Brady, ed. Publ. No. 85, Washington, D. C., American Association for the Advancement of Science, pp. 241—250.

Karl D. M., Wirsen C. O., Jamnasch H. W., 1980. Deep-sea primary production at the Galapagos hydrothermal vents, Science, **207**, 1345—1347.
Kaushik N. K., Hynes H. B. N., 1968. Experimental study on the role of autumn—shed leaves in aquatic environments. J. Ecol., **56**, 229—243.
Keever C., **1950**. Causes of succession on old bields on the Piedmont North Carolina, Ecol. Monogr., **20**, 229—250.
Keever C., 1955. *Heterotheca latifolia,* a new and aggressive exotic dominant in Piedmont old-field succession, Ecology, **36**, 732—739.
Keith L. B., 1963. Wildlife's Ten-year Cycle, Madison, University of Wisconsin Press, 201 pp.
Kellogg Ch. E., 1975. Agricultural Development, Soil, Food, People, Work. Madison, Wis., Soil Sci. Soc. of America, Inc.
Kellogg W. W., Cadle R. D., Allen E. R., Lazrus A. L., Martell E. A., 1972. The sulfur cycle, Science, **175**, 587—596.
Kendeigh S. Ch., 1934. The role of environment in the life of birds, Ecol. Monogr., **4**, 299—417.
Kendeigh S. Ch., 1949. Effect of temperatire and season on energy resources of the English Sparrow, Auk, **66**, 113—127.
Kendeigh S. Ch., 1974. Ecology Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, 468 pp.
Kennedy J. S., 1968. The motivation of integrated control, J. Appl. Ecol., **4**, 492—499.
Kercher J. R., Shugart H. H., 1975. Trophic structure, effective trophic position, and connectivity in food webs, Am. Nat., **109**, 191—206.
Kettlewell H. B. D., 1956. Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera, Heredity, **10**, 287—301.
Keyfitz N., Flieger W., 1968. World Population: An Analysis of Vital Data, Chicago, University of Chicago Press.
Kimball J. W., 1948. Pheasant population characteristics and trends in the Dakotas, Trans. 13th N. A. Wildl. Conf., **13**, 291—314.
Kinne O., 1956. Uber den Einfluss des Salzgehaltes und der Temperatur auf Wachstum, Form und Vermehrung bei dem Hydroidpolypen Cordylophoral *caspia* (Pallas), Thecata, Clavidae. Zool. Jahrb., **66**, 565—638.
Kira T., Shidei T., 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific, Jpn. J. Ecol., **17**, 70—87.
Kitchell J. F., O'Neill R. V., Webb D., Gallepp G. W., Bartell S. M., Keonce J. F., Ausmus B. S., 1979. Consumer regulation of nutrient cycling, BioScience, 29, 28—34.
Klages K. H. W., 1942. Ecological Crop Geography, New York, Macmillan.
Kleiber M., 1961. The Fire of Life, New York, John Wiley and Sons.
Kleiber M., Dougherty J. E., 1934. The influence of environmental temperature on the utilization of food energy in baby chicks, J. Gen. Physiol., **17**, 701—726.
Klopfer P. H., Hailman J. P., 1967. An Introduction to Animal Behavior; Ethology's First Century, Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, 297 pp.
Kneese A. V., 1977. Economics and Environment, New York, Penguin Books.
Koestler A., 1969. Beyond atomism and holism — the concept of holon. In: Beyond Reductionism, The Alpbach Symposium 1968, London, Hutchinson, pp. 192—232.
Komarek E. V., 1967. Fire and the ecology of man. Proc. 6th Annual Tall Timbers Fire Ecol. Conf., Tallahassee, Fla., pp. 143—170.
Komarek E. V. (ed.), 1969. Ecological Animal Control by Habitat Management, Tallahassee. Fla., Tall Timbers Research Station, 244 pp.
Kononova M. M., 1961. Soil Organic Matter: Its Nature, Its Role in Soil Formation and in Soil Fertility. (Translated from Russian by T. Z. Nowankowski and G. A. Greenwood.) New York, Pergamon Press, 450 pp.
Kozlowski D. G., 1968. A critical evaluation of the trophic level concept, (1) Ecological efficiencies, Ecology, 49, 48—116.

Kozlowski T. T., 1964. Water Metabolism in Plants, New York, Harper and Row.
Kozlowski T. T. (ed.), 1968. Water Deficits and Plant Growth, Two vols, New York, Academic Press.
Kozlowski T. T., 1980. Impacts of air pollution on forest ecosystems, BioScience, 30, 88—93.
Kozlowski T. T., Ahlgren C. E. (eds.), 1974. Fire and Ecosystems, New York, Academic Press, 538 pp.
Krebs C. J., 1978. A review of the Chitty hypothesis of population regulation, Can. J. Zool., 56, 2463—2480.
Krebs J. R., Davies N. B. (eds.), 1981. An Introduction to Behavioral Ecology, Sunderland, Mass., Sinauer Press.
Krebs C. J., Meyers J. H., 1974. Population cycles in small mammals, Adv. Ecol. Res., 8, 267—349.
Krenkel R. A., Parker F. L. (eds.), 1969. Biological Aspects of Thermal Pollution, Nashville, Tenn., Vanderbilt University Press.
Kuentzel L. E., 1969. Bacteria, carbon dioxide and algal blooms, J. Water Poll. Control Fed., 41, 1737—1747.
Kuenzler E. J., 1958. Niche relations of three species of Lycosid spiders, Ecology, 39, 494—500.
Kuenzler E. J., 1961. Phosphorus budget of a mussel population, Limnol. Oceanogr., 6, 400—415.
Kuenzler E. J., 1961a. Structure and energy flow of a mussel population, Limnol. Oceanogr., 6, 191—204.
Kushlan J. A., 1979. Design and management of continental wildlife reserves: Lesions from the Everglades, Biol. Conserv., 15, 281—290.
Kyke G. H., Pulliam H. P., Charnov E. L., 1977. Optimal foraging: A selective review of theory and test, Quart. Rev. Biol., 52, 137—154.
Lack D. L., 1945. Ecology of closely related species with special reference to cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and shag (*P. aristotelis*), J. Anim. Ecol., 14, 12—16.
Lack D. L., 1947. Darwin's Finches, New York, Cambridge University Press.
Lack D. L., 1947. The significance of clutch size. Ibis, 89, 302—352 (continued, 90, 25—45, 1948).
Lack D. L., 1954. The Natural Regulation of Animal Numbers, New York, Oxford University Press.
Lack D. L., 1966. Population Studies of Birds, Oxford, Clarendon Press, 341 pp.
Lack D. L., 1969. Tit niches in two worlds; or homage to Evelyn Hutchinson, Am. Nat., 103, 43—49.
Landsberg H. (ed.), 1979. Energy: The Next 20 Years, Report Ford Foundation and Resources for Future, Cambridge, Mass., Ballinger.
Lange O. L., Kock W., Schulze E. D., 1969. CO_2-gas exchange and water relationships of plants in the Negev Desert at the end of the dry period, Ber. Dtsch. Bot. Ges., 82, 39—61.
Lange W., 1967. Effect of carbohydrates on the symbiotic growth of planktonic blue-green algae with bacteria, Nature, 215, 2177.
LaPorte L. F. (ed.), 1972. The Earth and Human Affairs, Rept. Comm. Geol. Sci. Nat. Acad. Sci., Nat. Res. Council, San Francisco, Canfield Press.
Larkin P. A., 1963. Interspecific competition and exploitation, J. Fish. Res. Bd. Canada, 20, 647—678.
Laskey A. R., 1939. A study of nesting eastern bluebirds, Birdbanding, 10, 23—32.
Laszlo E., 1972. The Systems View of the World, New York, George Braziller, 131 pp.
Laszlo E. (ed.), 1977. Goals for Mankind: A Report to the Club of Rome on the New Horizons of Global Community, New York, Dutton, 374 pp.

Laszlo E., 1977a. The Club of Rome of the future vs. the future of the Club of Rome. In: Goals in a Global Community, E. Laszlo and J. Bierman, eds., New York, Pergamon Press, pp. 281—285.
Laszlo E., Margenau H., 1972. The emergence of integrating concepts in contemporary science, Philos. Sci., **39**, 252—259.
Lave L. B., Seskin E. P., 1970. Air pollution and human health, Science, **169**, 723—733.
Lawton J. H., 1981. Moose, wolves, daphnia and hydra: On the ecological efficiency of endotherms and ectotherms, Am. Nat., **117**, 782—783.
Leffler J. W., 1978. Ecosystem responses to stress in aquatic microcosms. In: Energy and Environmental Stress in Aquatic Systems, J. H. Thorp and J. W. Gibbons, eds. U. S. Dept. of Energy, Springfield, Va., National Technical Info. Center.
Leffler J. W., 1980. Microcosmology: Theoretical applications of biological models. In: Microcosms in Ecological Research, John Giesy, ed. U. S. Dept. of Energy, Springfield, Va., National Technical Info. Center, pp. 14—29.
Lemon E. R., 1960. Photosynthesis under field conditions. II. An aerodynamic method for determining the turbulent carbon dioxide exchange between the atmosphere and a corn field, Agron. J., **52**, 697—703.
Lent C. M. (ed.), 1969. Adaptations of intertidal organisms, Am. Zool., **9**.
Leontief W., 1966. Input-Output Economics, New York, Oxford University Press.
Leontief W., 1980. The world economy of the year 2000, Sci. Am., **243**(3), 206—231.
Leontief W., 1982. Academic economics, Letter to the editor, Science, **217**, 104, 107.
Leopold A., 1933. Game Management, New York, Charles Scribner's Sons.
Leopold A., 1933a. The conservation ethic, J. Forestry, **31**, 634—643.
Leopold A., 1943. Deer irruptions. Wisc. Cons. Bull., August 1943, Reprinted in Wisc. Cons. Dept. Publ., **321**, 3—11.
Leopold A., 1949. The land ethic. In: A Sand County Almanac, New York, Oxford University Press.
Leopold L. B., 1974. Water: A Primer, San Francisco, W. H. Freeman.
Leopold L. B., Langbein W. B., 1962. The concept of entropy in landscape evolution, U. S. Geological Survey Paper 500 A.
Leopold L. B., Maddock Th., 1954. The Flood Control Controversy: Big Dams, Little Dams, and Land Management, New York, The Ronald Press.
Lephowski W., 1979. The social thermodynamics of Ilya Prigogine, Chem. Engr. News, **57**(16), 30—33.
Leslie P. H., 1945. On the use of matrices in certain population mathematics, Biometrika, **33**, 183—212.
Leslie P. H., Park Th., 1949. The intrinsic rate of natural increase of *Tribolium castaneum* Herbst, Ecology, **30**, 469—477.
Leslie P. H., Ranson R. M., 1940. The mortality, fertility, and rate of natural increase of the vole (*Microtus agretis*) as observed in the laboratory, J. Anim. Ecol., 9, 27—52.
Levin D. A., 1976. Alkaloid-bearing plants: An ecogeographic perspective, Am. Nat., **110**, 261—284.
Levin S., Pimentel D., 1981. Selection of intermediate rates of increase in parasite-host systems, Am. Nat., **117**, 308—315.
Levins R., 1966. The strategy of model building in population biology, Am. Sci., **54**, 421—431.
Levins R., 1968. Evolution in Changing Environments, Princeton, N. J., Princeton University Press.
Lewin J. C., 1963. Heterotrophy in marine diatoms. In: Marine Microbiology, C. H. Oppenheimer, ed. Springfield, Ill., Charles C. Thomas, pp. 229—235.

Lewontin R. C. (ed.), 1968. Population Biology and Evolution, Syracuse, N. Y., Syracuse University Press, 205 pp.
Liebig J., 1840. Chemistry in Its Application to Agriculture and Physiology, London, Taylor and Walton. (4th ed., 1847.)
Lieth H. (ed.), 1962. Die Stoffproduktion der Pflanzendecke, Stuttgart, Gustav Fischer Verlag, 156 pp.
Leith H., Whittaker R. H. (eds.), 1975. Primary Productivity of the Biosphere, New York, Springer-Verlag, 340 pp.
Ligon J. D., 1968. Sexual differences in foraging behavior in two species of *Dendrocopus* woodpeckers, Auk, 85, 203—215.
Likens G. E., Bormann F. H., 1974. Linkages between terrestrial and aquatic ecosystems, BioScience, 24, 447—456.
Likens G. E., Bormann F. H., 1974a. Acid rain: A serious regional environmental problem, Science, **184**, 1176—1179.
Likens G. E., Bormann F. H., Pierce R. S., Eaton J. S., Johnson N. M., 1977. Biogeochemistry of a Forested Ecosystem, New York, Springer-Verlag, 146 pp.
Likens G. E., Wright R. F., Galloway J. N., Butler Th. J., 1979. Acid rain, Sci. Am. **241**(4), 43—51.
Lloyd M., Ghelardi R. J., 1964. A table for calculating the equitability component of species diversity, J. Anim. Ecol., 33, 421—425.
Lorenz K. Z., 1966. Evolution and Modification of Behavior, London, Methuen.
Lotka A. J., 1925. Elements of Physical Biology, Baltimore, Williams and Wilkins, 460 pp. (Reprinted as Elements of Mathematical Biology, New York, Dover, 1956.)
Lovelock J. E., 1979. Gaia: A New Look at Life on Earth, New York, Oxford University Press, 157 pp.
Lovelock J. E., Epton S. R., 1975. The quest for Gaia, New Scientist, 65, 304—306.
Lovelock J. E., Margulis L., 1973. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: The Gaia hypothesis, Tellus, 26, 1—10.
Lovins A. B., 1977. Soft Energy Paths, Cambridge, Mass., Ballinger.
Lowe C. H., Heath W. G., 1969. Behavioral and physiological responses to temperature in the desert pupfish *Cyprinodon* maculariusi, Physiol. Zool., **42**, 53—59.
Lowry A., 1974. A note on emergence, Mind, **83**, 276—277.
Lowry W. P., 1967. The climate of cities, Sci. Am., **217**(2), 15—23.
Lucas C. E., 1947. The ecological effects of external metabolites, Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc., **22**, 270—295.
Ludwig D., Jones D. D., Holling C. S., 1978. Qualitative analysis of insect outbreak systems: The spruce budworm and forest, J. Anim. Ecol., **47**, 315—332.
Lugo A. E., Brinson M. H., 1978. Calculations of the value of salt water wetlands. In: Wetland Functions and Value: The State of Our Understanding, P. E. Greeson, J. R. Clark, and J. E. Clark, eds., Minneapolis, Am. Water Resources Assoc., pp. 120—130.
Lugo A. E., Farnworth E. G., Pool D., Jerez P. Kaufman G., 1973. The impact of the leaf cutter ant Attica colombia on the energy flow of a tropical wet forest, Ecology, 54, 1292—1301.
Lynch K., 1965. The city as environment, Sci. Am.. **213**(3), 209.
Lyons N. I., 1981. Comparing diversity indices based on counts weighted by biomass or other importance values, Am. Nat., **118**, 438—442.
MacArthur R. H., 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. Ecology. **36**, 533—536
MacArthur R. H., 1957. On the relative abundance of bird species, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 45, 293—295
MacArthur R. H., 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forest. Ecology. 39, 599—619.

MacArthur R. H., 1960. On the relative abundance of species, Am. Nat. 94, 25—36.
MacArthur R. H., 1965. Patterns of species diversity, Biol. Rev., **40**, 410—533.
MacArthur R. H., 1968. The theory of the niche. In: Population Biology and Evolution, R. C. Lewontin, ed. Syracuse, N. Y., Syracuse University Press, pp. 159—176.
MacArthur R. H., 1972. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species, New York, Harper and Row, 269 pp.
MacArthur R. H., Connell J., 1966. The Biology of Populations, New York, John Wiley and Sons, 200 pp.
MacArthur R. H., Pianka E. R., 1966. On optimal use of a patchy environment, Am. Nat., **100**, 603.
MacArthur R. H., Wilson E. O., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography, Evolution, **17**, 373—387.
MacArthur R. H., Wilson E. O., 1967. The Theory of Island Biogeography, Princeton, N. J., Princeton University Press, 208 pp.
MacDonald D. R., 1975. Biological interactions associated with spruce budworm infestations. In: Ecological Effects of Nuclear War, G. Woodwell, ed. Brookhaven National Laboratory Publ. No. 917, pp. 61—68.
MacElroy R. D., Averner M. M., 1978. Space ecosynthesis: An approach to the design of closed ecosystems for use in space, NASA Tech. Memo. 78491, Moffet Field, Calif., National Aeronautics and Space Administration, Ames Research Center, 31 pp.
MacFadyen A., 1949. The meaning of productivity in biological systems, J. Anim. Ecol., **17**, 75—80.
MacFadyen A., 1963. Animal Ecology: Aims and Methods (2nd ed.), London, Pitman, 344 pp.
Mackereth F. J. H., 1965. Chemical investigations of lake sediments and their interpretation, Proc. Soc. London, Series B, **161**, 295—309.
MacLulich D. A., 1937. Fluctuations in the numbers of the varying hare (*Lepus americanus*), U. of Toronto Studies, Biol. Ser., No. 43.
Major J., 1969. Historical development of the ecosystem concept. In: The Ecosystem Concept in Natural Resource Management, G. M. Van Dyne, ed. New York, Academic Press, pp. 9—22.
Malthus T. R., 1798. An Essay on the Principle of Population, London, Johnson. (Reprinted in Everyman's Library, 1914).
Margalef R., 1958. Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. In: Perspectives in Marine Biology, Buzzati-Traverso, ed. Berkeley, University of California Press, pp. 323—347.
Margalef R., 1958a. Information theory in ecology, Gen. Syst., **3**, 36—71.
Margalef R., 1961. Communication of structure in plankton populations, Limnol. Oceanogr., 6(2), 124—128.
Margalef R., 1963. Successions of populations, Adv. Frontiers Plant Sci. (Institute Adv. Sci. and Culture, New Delhi, India), **2**, 137—188.
Margalef R., 1963a. On certain unifying principles in ecology, Am. Nat., 97, 357—374.
Margalef R., 1967. Concepts relative to the organization of plankton, Oceanogr. Marine Biol. Ann. Rev., **5**, 257—289.
Margalef R., 1968. Perspectives in Ecological Theory, Chicago, University of Chicago Press, 112 pp.
Margalef R., 1974. Ecologia, Barcelona, Ediciones Omega.
Margalef R., 1979. The organization of space, Oikos, **33**, 152—159.
Margulis L., 1981. Symbiosis in Cell Evolution; Life and Its Environment on the Early Earth, San Francisco, W. H. Freeman, 419 pp.
Margulis L., 1982. Early Life, Boston, Science Books International, 160 pp.
Margulis L., Lovelock J. E., 1974. Biological modulation of the earth's atmosphere, Icarus, **21**, 471—489.

Margulis L., Lovelock J. E., 1975. The atmosphere as circulatory system of the biosphere — The Gaia hypothesis, Coevolution Quarterly, Summer 1975.
Margulis L., Schwartz K., 1982. Five Kingdoms: An Illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth, San Francisco, W. H. Freeman.
Marks G. C., Kozlowski T. T. (eds.), 1973. Ectomycorrhizae, Their Ecology and Physiology, New York, Academic Press.
Marks P. L., 1974. The role of the pin cherry (*Prunus pennsylvania*) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems, Ecol. Monogr., 44, 73—88.
Marsh G. P., 1864. Man and Nature; or Physical Geography as Modified by Human Action, Reprinted by Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1965 (D. Lowenthal, ed.). For an evaluation of Marsh's classic, see Franklin Russell, Horizon, 10, 17—23, 1968.
Martin M. M., 1970. The biochemical basis of the fungus-attine ant symbiosis, Science, 1969, 16—20.
Maruyama M., 1963. The second cybernetics. Deviation-amplifying mutual causal processes, Am. Sci., 51, 164—179.
Marx D. H., Ruehle J. L., 1979. Fiber, food, fuel and fungal symbionts, Science, 106, 419—422.
Mason W. H., Odum E. P., 1969. The effect of coprophagy on retention and bioelimination of radionuclides of detritus-feeding animals, Proc. 2nd Nat. Symposium on Radioecology, D. J. Nelson and F. C. Evans, eds. U. S. Dept. of Commerce., Springfield, Va., Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Info., pp. 721—724.
Mattson W. J. (ed.), 1977. The Role of Arthropods in Forest Ecosystems, New York, Springer-Verlag.
Mattson W. J., Addy A., 1975. Phytophagous insects as regulators of forest primary production, Science, 190, 515—521.
Mauldin W. P., 1980. Population trends and prospects. In: Science Centennial Issue, P. H. Abelson and R. Kulstad, eds., Science, 209, 148—157.
May R. M., 1973. Stability and Complexity in Model Ecosystems Monographs in Population Biology, Princeton, N. J., Princeton University Press, 235 pp.
May R. M., 1979. Production and respiration in animal communities, Nature, 282, 443—444.
May R. M. (ed.), 1981. Theoretical Ecology: Principles and Applications (2nd ed.), Sunderland, Mass., Sinauer Associates, 489 pp.
Maynard Smith J., 1976. Group selection — a commentary, Quart. Rev. Biol., 51, 277—283.
McCarthy J. J., Goldman J. C., 1979. Nitrogenous nutrition of marine phytoplankton in nutrient-depleted waters, Science, 203, 670—672.
McCormick F. J., 1969. Effects of ionizing radiation on a pine forest. In: Proceedings of 2nd National Symposium on Radioecology, D. Nelson and F. Evans, eds. U. S. Dept. of Commerce, Springfield, Va., Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Info., pp. 78—87.
McCormick F. J., Golley F. B., 1966. Irradiation of natural vegetation — an experimental facility, procedures and dosimetry, Health Physics. 12, 1467—1474.
McCullough D. R., 1979. The George Reserve Deer Herd. Population Ecology of a K-selected Species, Ann Arbor, University of Michigan Press, 271 pp.
McHarg I. L., 1969. Design with Nature, Garden City, N. Y., Natural History Press, 197 pp.
McIntosh R. P., 1967. The continuum concept of vegetation, Bot. Rev., 33, 130—187.
McIntosh R. P., 1975. H. A. Gleason — "individualistic ecologist," 1882—1975, Bull. Torrey Bot. Club, 102, 253—273.

McIntosh R. P., 1980. The relationship between succession and the recovery process in ecosystems. In: The Recovery Process in Damaged Ecosystems, John Cairns, ed. Ann Arbor, Mich., Ann Arbor Sciences, pp. 11—62.
McIntosh R. P., 1980a. The background and some current problems of theoretical ecology, Synthese, 43, 195—255.
McLeese D. W., 1956. Effects of temperature, salinity and oxygen on the survival of the American lobster, J. Fish. Res. Board Canada, 13, 247—272.
McMillan C., 1956. Nature of the plant community. 1. Uniform garden and light period studies of five grass taxa in Nebraska, Ecology, 37, 330—340.
McMillan C., 1969. Ecotypes and ecosystem function, BioScience, 19, 131—134.
McNab B. K., 1963. Bioenergetics and the determinations of home range size, Am. Nat., 97, 135—140.
McNaughton S. J., 1966. Ecotype function in the *Typha* community-type, Ecol. Monogr., 36, 297—325.
McNaughton S. J., 1968. Structure and function in California grasslands. Ecology, 49, 962—972.
McNaughton S. J., 1975. *r*- and K-selection in *Typha*, Am. Nat., 129, 251—261.
McNaugthon S. J., 1976. Serengeti migratory wildebeest: Facilitation of energy flow by grazing, Science, 191, 92—94.
McNaughton S. J., 1978. Stability and diversity in grassland communities, Nature, 279, 351—352.
McNaughton S. J., 1979. Grazing as an optimization process: Grass—ungulate relationships in the Serengeti, Am. Nat., 113, 691—703.
McNeill S., Lawton J. H., 1970. Annual production and respiration in animal populations, Nature, 225, 472.
Meadows D. L., 1974. Dynamics of Growth in a Finite World, Cambridge, Mass. MIT Press.
Meadows D. L., Meadows D. H. (eds.), 1973. Toward Global Equilibrium: Collected Papers, Cambridge, Mass., Wright-Allen Press, 358 pp.
Meadows D. H., 1982. Whole earth models and systems, CoEvolution Quarterly, Summer 1982, pp. 98—108.
Meadows D. H., Meadows D. L., Randers J., Behrens W. W., 1972. The Limits to Growth: A Report for the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind, New York, Universe Books, 205 pp.
Meadows D. H., Richardson J., Bruckmann G. (eds.), 1983. Groping in the Dark; The First Decade of Global Modeling, New York, John Wiley and Sons.
Meentemeyer V., 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates, Ecology, 59, 465—472.
Meentemeyer V., Box E. O., Thompson R., 1982. World patterns and amounts of terrestrial plant litter production, BioScience, 32, 125—128.
Menhinick E. F., 1963. Estimation of insect population density in herbaceous vegetation with emphasis on removal sweeping, Ecology, 44, 617—622.
Menhinick E. F., 1964. A comparison of some species diversity indices applied to samples of field insects, Ecology, 45, 858—861.
Menshutkin V. V., 1962. The realization of elementary models for fish populations on electronic computers (in Russian), Vopr. Ilshtiol., 4, 625—631.
Menzel D. W., 1980. Applying results derived from experimental microcosms to study of natural pelagic ecosystems. In: Microcosms in Ecological Research, J. P. Giesy, ed. U. S. Dept. of Energy Symposium No. 52. Springfield, Va., National Technical Info. Center, pp. 742—752.
Menzel D. W., Hulbert E. M., Ryther J. H., 1963 The effects of enriching Sargasso Sea water on the production and species composition of the phytoplankton, Deep-Sea Res., 10, 209—219.

Menzel D. W., Ryther J. H., 1961. Nutrients limiting the production of phytoplankton in the Sargasso Sea, with special reference to iron, Deep-Sea Res., 7, 276—281.

Mertz W., 1981. The essential trace elements, Science, **213**, 1332—1338.

Mesarovic M., Pestel Ed. (eds.), 1974. Mankind at the Turning Point: The Second Report to the Club of Rome, New York, Signet, 210 pp.

Mesarovic M. D., Takahara Y., 1975. General Systems Theory: Mathematical Foundations, New York, Academic Press.

Metcalf R. L., Luckman W. (eds.), 1975. Introduction to Pest Management, New York, Wiley-Interscience.

Middleton J. T., 1961. Photochemical air pollution damage to plants, Ann. Rev. Plant Physiol., **12**, 431—448.

Middleton J. T., 1964. Trends in air pollution damage, Arch. Environ. Health, 8, 19—24.

Miles J., 1979. Vegetation Dynamics, New York, John Wiley and Sons; London, Chapman and Hall; 80 pp.

Miller M. W., Berg G. G. (eds.), 1969. Chemical Fallout, Springfield, Ill., Charles C Thomas.

Miller R. S., 1967. Pattern and process in competition, Adv. Ecol. Res., **4**, 1—74.

Milthrope F. L., 1956. The Growth of Leaves, London, Butterworth.

Mishan E. J., 1967. The Cost of Economic Growth, London, Stapes Press; New York, Praeger.

Mishan E. J., 1970. Technology and Growth: The Price We Pay, New York, Praeger.

Misra R., Singh J. S., Singh K. P., 1968. A new hypothesis to account for the opposite trophic-biomass structure on land and in water, Current Sci. (India), **37**, 382—383.

Mitchell R., 1979. The Analysis of Indian Agroecosystems, New Delhi, Interprint.

Mohr C. O., 1940. Comparative populations of game, fur and other mammals, Am. Midl. Nat., **24**, 581—584.

Monk C. D., 1966. Ecological importance of root/shoot ratios, Bull. Torrey Bot. Club, **93**, 402—406.

Monk C. D., 1966a. An ecological significance of ever-greenness, Ecology, 47, 504—505.

Monk C. D., 1966b. Effects of short-term gamma irradiation on an old field, Rad. Bot., 6, 329—335.

Montague C. L., 1980. A natural history of temperate western Atlantic fiddler crabs (genus *Uca*) with reference to their impact of the salt marsh, Contr. Mar. Sci., **23**, 25—55.

deMontbrial T., 1979. Energy: The Countdown, A Report to the Club of Rome, New York, Pergamon Press.

Monteith J. L., 1962. Measurement and interpretation of carbon dioxide fluxes in the field, Netherlands J. Agr. Sci., **10** (special issue), 334—346.

Mooney H. A., Ehleringer O. J., Berry J., 1976. Photosynthetic capacity of *in situ* Death Valley plants, Carnegie Inst. Year Book, 75, 410—413.

Moore A. W., 1969. *Azola*: Biology and agronomic significance, Bot. Rev., 35, 17—34.

Moore N. W. (ed.), 1966. Pesticides in the environment and their effect on wildlife. (A supplement to the Journal of Applied Ecology, Vol. 3.) Oxford, Blackwell, 312 pp.

Morehouse W., Sigurdson J., 1977. Science, technology and poverty, Bull. Atomic Sci., **33**, 21—28.

Mudd J. B., Kozlowski T. T. (eds.), 1975. Responses of Plants to Air Pollution, New York, Academic Press.

Muller C. H., 1966. The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition, Bull. Torrey Bot. Club, **93**, 332—351.

Muller C. H., 1969. Allelopathy as a factor in ecological process, Vegetatio, 18, 348—357.
Muller C. H., Hanawalt R. B., McPherson J. K., 1968. Allelopathic control of herb growth in the fire cycle of California chaparral, Bull. Torrey Bot. Club, 95, 225—231.
Muller C. H., Muller W. H., Haines B. L., 1964. Volatile growth inhibitors produced by aromatic shrubs, Science, 143, 471—473.
Mumford L., 1967. Quality in the control of quantity. In: Natural Resources, Quality and Quantity, Ciriacy-Wantrup and Parsons, eds. Berkeley, University of California Press, pp. 7—18.
Munson R. D., Doll J. P., 1959. The economics of fertilizer use in crop production. In: Advances in Agriculture XI, A. G. Norman, ed.
Murie A., 1944. Dall sheep. In: Wolves of Mount McKinley, Washington, D. C., Natl. Parks Service Fauna No. 5.
Murphy G. I., 1967. Vital statistics of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea)* and the population consequences, Ecology, 48, 731—736.
Murphy G. I., Isaacs J. D., 1964. Species replacement in marine ecosystems with reference to the California Current, Calif. Coop. Oceanic Fish Invest. Marine Res. Comm. Mtg., San Pedro, Doc. VII, 1—6.
Murray B. G., Jr., 1979. Population Dynamics — Alternative Models, New York, Academic Press, 224 pp.
Muscatine L. C., 1961. Symbiosis in marine and freshwater coelenterates. In: The Biology of Hydra and Some Other Coelenterates, H. M. Lenhoff and W. F. Loomis, eds. Miami, University of Miami Press, pp. 255—268.
Muscatine L. C., Porter J., 1977. Reef corals: Mutualistic symbioses adapted to nutrient-poor environments, BioScience, 27, 454—456.
Myers N., 1979. The Sinking Ark: A New Look at the Problem of Disappearing Species, Oxford and New York, Pergamon Press.
Nader L., Beckerman S., 1978. Energy as it relates to the quality and style of life, Ann. Rev. Energy, 3, 28. Palo Alto, Calif. Annual Reviews, Inc.
National Academy of Science, 1966. Waste Management and Control, Publ. No. 1400, A. Spilhaus, ed., 1966.
National Academy of Science, 1969. Resources and Man, P. E. Cloud, Jr., ed. San Francisco, W. H. Freeman.
National Academy of Science, 1969. Eutrophication: Causes, Consequences and Correctives, Int. Symp. Eutrophication, Washington, D. C., 661 pp.
National Academy of Science, 1971. Rapid Population Growth, R. Revelle, ed. Baltimore, Johns Hopkins Press.
National Academy of Science, 1972. The Earth and Human Affairs, L. F. LaPorte, ed. San Francisco, Canfield Press.
National Academy of Science, 1973. Geographical perspective and urban problems, Committee on Geography, Division Earth Sciences, Nat. Res. Council, Washington, D. C.
National Academy of Science, 1977. World Food and Nutrition Study; The Potential Contributions of Research, Harrison S. Brown, Chairman of Study Committee, Washington, D. C., National Research Council, 192 pp. (Also 5 volumes of supporting papers.)
National Academy of Science, 1978. Nitrates: An Environmental Assessment, Environ. Studies Board. Panel on Nitrates, P. L. Brezonik, Chairman. Washington, D. C., National Research Council.
National Academy of Science, 1979. Carbon Dioxide and Climate, A Scientific Assessment, Washington, D. C., National Research Council.
National Academy of Science, 1981. Testing for the effects of chemical on ecosystems, Committee to Review Methods for Ecotoxicology, John Cairns, Chairman. Washington, D. C., Commission on Natural Resources, National Research Council, Nat. Acad. Press.
Neess J. C., 1946. Development and status of pond fertilization in central Europe, Trans. Am. Fish. Soc., *76*, 335—358.

Nelson D. J., 1967. Microchemical constituents in contemporary and pre-Columbian clam shells. In: Quaternary Paleoecology, Proc. VII Congress Int. Assoc. Quaternary Research, Vol. 7, pp. 185—204.
Nelson D. J., Scott D. C., 1962. Role of detritus in the productivity of a rock-outcrop community in a Piedmont stream, Limnol. Oceanogr., 7, 396—413.
Nelson T. C., 1955. Chestnut replacement in the southern highlands, Ecology, 36, 353—354.
Newell R., 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*, Proc. Zool. Soc. London, **144**, 25—45.
Newell S. J., Tramer E. J., 1978. Reproductive strategies in herbaceous plant communities in succession, Ecology, **59**, 228—234.
Newland K., 1980. City limits; emerging constraints on urban growth, Worldwatch Paper 38. Washington, D. C., Worldwatch Institute, 31 pp.
Nice M. M., 1941. The role of territory in bird life, Am. Midl. Nat., **26**, 441—487.
Nichols J. D., Conley W., Batt B., Tipton A. R., 1976. Temporally dynamic reproductive strategies and the concept of *r*- and *K*-selection, Am. Nat., **110**, 990—1005.
Nicholson A. J., 1954. An outline of the dynamics of animal populations, Austr. J. Zool., **2**, 9—65.
Nicholson A. J., 1957. The self-adjustment of populations to change, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **22**, 153—173.
Nicholson A. J., 1958. Dynamics of insect populations, Ann. Rev. Entomol., **3**, 107—136.
Nicholson S. A., Monk C. D., 1974. Plant species diversity in old-field succession on the Georgia piedmont, Ecology, **55**, 1075—1085.
Nicolis G., Prigogine I., 1977. Sell-organization in Non-equilibrium Systems, New York, John Wiley and Sons.
Nixon S. W., 1969. A synthetic microcosm, Limnol. Oceanogr., **14**, 142—145.
Nordhaus W., 1979. The Efficient Use of Energy Resources, New Haven, Yale University Press.
Nordhaus W., Tobin J., 1972. Economic Growth: Is Growth Obsolete?, Colloquium V, National Bureau of Economic Research, New York, Columbia University Press, 92 pp.
Norman A. G., 1957. Soil-plant relationships and plant nutrition, Am. J. Bot., **44**, 67—73.
Novikoff A. B., 1945. The concept of integrative levels in biology, Science, **101**, 209—215.
Nutman P. S. (ed.), 1976. Symbiotic Nitrogen Fixation, Cambridge, England, Cambridge University Press, 211 pp.
Nutman P. S., Masse B. (eds.), 1963. Symbiotic Associations, 13th Symposium for Gen. Microbiology, New York, Cambridge University Press, 356 pp.
Oberlander G. T., 1956. Summer fog precipitation on the San Francisco Peninsula, Ecology, **37**, 851—852.
Odell R., 1980. Environmental Awakening, Washington, D. C., The Conservation Foundation.
Odum E. P., 1957. The ecosystem approach in the teaching of ecology illustrated with sample class data, Ecology, 38, 531—535.
Odum E. P., 1961. The role of tidal marshes in estuarine production, The Conservationist (New York State Conservation Dept., Albany), **15**(6), 12—15.
Odum E. P., 1963. Primary and secondary energy flow in relation to ecosystem structure, Proc. XVI Int. Congr. Zool., Washington, D. C., pp. 336—338.
Odum E. P., 1964. The new ecology, BioScience, **14**, 14—16.
Odum E. P., 1968. Energy flow in ecosystems: A historical review, Am. Zool., **8**, 11—18.

Odum E. P., 1968a. A research challenge: Evaluating the productivity of coastal and estuarine water, Proc. 2nd Sea Grant, Conf., Grad. School Oceanography, University of Rhode Island, Newport, pp. 63—64.

Odum E. P., 1969. The strategy of ecosystem development, Science, **164**, 262—270.

Odum E. P., 1969a. Air-land-water = an ecological whole, J. Soil Water Cons., 24, 4—7.

Odum E. P., 1970. Optimum population and environment: A Georgian microcosm, Curr. Hist., **58**, 355—359, 365.

Odum E. P., 1971. Ecological principles and the urban forest. In: Proc. Symp. on Role of Trees in the South's Urban Environment. Athens, Ga., Ga. Center for Continuing Education, pp. 78—81.

Odum E. P., 1972. Ecosystem theory in relation to man. In: Ecosystems: Structure and Function, 31st Biol. Coll. J. Wiens, ed. Corvallis, Oregon State University Press.

Odum E. P., 1975. Ecology: The Link Between the Natural and the Social Sciences (2nd ed.). New York, Holt, Rinehart and Winston, 244 pp.

Odum E. P., 1975a. Harmony between man and nature: An ecological view. In: Essays on Alternate Futures, Yale University School of Forestry, Bull. 88, pp. 43—55.

Odum E. P., 1976. Diversity as a function of energy flow. In: Unifying Concepts in Ecology (Proc. 1st International Congress of Ecology), The Hague, W. Junk Publ.

Odum E. P., 1976a. Energy, ecosystem development and environmental risk, Risk Insurance, **43**(1), 1—16.

Odum E. P., 1977. The emergence of ecology as a new integrative discipline, Science, **195**, 1289—1293.

Odum E. P., 1977a. Ecology—the common sense approach, The Ecologist, 7(7), 250—253.

Odum E. P., 1977b. The life support value of forests. In: Forest for People, Washington, D. C., Society of American Foresters, pp. 101—105.

Odum E. P., 1978. Ecological importance of the riparian zone. In: Strategies for Protection of Floodplain Wetlands and Other Riparian Ecosystems, B. R. Johnson and J. F. McCormick, eds. Gen. Tech. Rept. WO-12, Washington, D. C., U. S. Forest Service, pp. 2—4.

Odum E. P., 1978a. The value of wetlands: A hierarchical approach. In: Wetland Functions and Values: The State of Our Understanding, P. E. Greeson, J. R. Clark, and J. E. Clark, eds. Minneapolis, American Water Resources Association, pp. 16—25.

Odum E. P., 1979. Rebuttal of "Economic value of natural coastal wetlands: A critique.", Coastal Zone Mgmt. Jr., **5**, 231—237.

Odum E. P., 1980. The status of three ecosystem-level hypotheses regarding salt marsh estuaries: Tidal subsidy, outwelling and detritus-based food chains. In: Estuarine Perspectives, Kimbel, ed. New York, Academic Press, pp. 485—495.

Odum E. P., 1980a. Radiation ecology at Oak Ridge. In: Environmental Sciences Laboratory Dedication, Oak Ridge, Tenn., Oak Ridge National Laboratory, pp. 53—57.

Odum E. P., 1981. The effects of stress on the trajectory of ecological succession. In: Stress Effects on Natural Ecosystems, G. W. Barrett and R. Rosenberg, eds. London, John Wiley and Sons, pp. 43—47.

Odum E. P., 1982. Species diversity of whole communities with importance values weighted according to energy quality, (In press.)

Odum E. P., Bramlett G. A., Ike A., Champlin J. R., Zieman J. C., Shugart H. H., 1976. Totality indices for evaluating environmental impacts of highway alternates, Transportation Record No. 561, Washington, D. C., National Academy of Science, pp. 57—67.

Odum E. P., Burleigh Th. D., 1946. Southward invasion in Georgia, Auk, **63** 388—401.

Odum E. P., Connell C. E., Davenport L. B., 1962. Population energy flow of three primary consumer components of old-field ecosystems, Ecology, **43**, 88—96.

Odum E. P., Cooley J. L., 1980. Ecosystem profile analysis and performance curves as tools for assessing environmental impacts. In: Biological Evaluation of Environmental Impacts, Washington, D. C., Council on Environmental Quality and Fish and Wildlife Service, pp. 94—102.

Odum E. P., de la Cruz A. A., 1963. Detritus as a major component of ecosystems, AIBS Bulletin (now BioScience), **13**, 39—40.

Odum E. P., de la Cruz A. A., 1967. Particulate organic detritus in a Georgia salt marsh-estuarine ecosystem. In: Estuarines, G. Lauff, ed. Am. Assoc. Adv. Sci. Publ., **83**, 383—388.

Odum E. P., Fanning M. E., 1973. Comparison of the productivity of *Spartina alterniflora* and *S. cynosuroides* in Georgia coastal marshes, Bull. Ga. Acad. Sci., **31**, 1—12.

Odum E. P., Finn J. T., Franz E. H., 1979. Perturbation theory and the subsidy-stress gradient, BioScience, **29**, 349—352.

Odum E. P., Franz E. H., 1977. Whither the life-support system. In: Growth Without Ecodisasters, N. Polunin, ed. London, MacMillan Press, pp. 264—274.

Odum E. P., Golley F. B., 1963. Radioactive tracers as an aid to the measurement of energy flow at the population level in nature. In: Radioecology, V. Schultz and A. W. Klement, eds., New York, Reinhold, pp. 403—410.

Odum E. P., Johnston D. W., 1951. The house wren breeding in Georgia: An analysis of a range extension. Auk, **68**, 357—366.

Odum E. P., Kroodsma R. L., 1977. The power park concept: Ameliorating man's disorder with nature's order. In: Thermal Ecology II, G. W. Esch and R. W. McFarlane, eds. Springfield, Va., National Technical Info. Service, pp. 1—9.

Odum E. P., Kuenzler E. J.., 1963. Experimental isolation of food chains in an old-field ecosystem with use of phosphorus-32. In: Radioecology, V. Schultz and A. W. Klement, eds. New York, Reinhold, pp. 113—120.

Odum E. P., Kuenzler E. J., Blunt M. X., 1958. Uptake of P^{32} and primary productivity in marine benthic algae, Limnol. Oceanogr., **3**, 340—345.

Odum E. P., Odum H. T., 1972. Natural areas as necessary components of man's total environment, Proc. 37th N. A. Wildl. and Nat. Res. Conf. Washington, D. C., Wildlife Mgmt. Institute, pp. 178—189.

Odum E. P., Pomeroy S. E., Dickinson J. C., Hutcheson K., 1973. The effects of late winter burn on the composition, productivity and diversity of a 4-year-old fallow field in Georgia. In: Proc. Annual Tall Timbers Fire Ecol. Conf., E. V. Komarek, ed. Tallahassee, Fla., Tall Timbers Research Station.

Odum E. P., Smalley A. E., 1957. Comparison of population energy flow of a herbivorous and a deposit-feeding invertebrate in a salt marsh ecosystem, Proc. Natl. Acad. Sci., **45**, 617—622.

Odum H. T., 1956. Primary production in flowing waters, Limnol. Oceanogr., **1**, 102—117.

Odum H. T., 1956a. Efficiencies, size of organisms, and community structure, Ecology, **37**, 592—597.

Odum H. T., 1957. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. Ecol. Monogr., **27**, 55—112.

Odum H. T., 1960. Ecological potential and analogue circuits for the ecosystem, Am. Sci., **48**, 1—8.

Odum H. T., 1962. Ecological tools and their use — Man and the ecosystem. In: Proceedings of the Lockwood Conference on the Suburban Forest

and Ecology, Paul E. Waggoner and J. D. Ovington, eds. The Connecticut Agricultural Experiment Station Bull., **652**, pp. 57—75.
Odum H. T., 1963. Limits of remote ecosystems containing man, Am. Biol. Teacher, **25**, 429—443.
Odum H. T., 1967. Biological circuits and the marine systems of Texas. In: Pollution and Marine Ecology, T. A. Olson and F. J. Burgess, eds. New York, Wiley Interscience, pp. 99—157.
Odum H. T., 1967a. Energetics of world food production. In: The World Food Problem. A Report of the President's Science Advisory Committee, Panel on World Food Supply (I. L. Bennett, Chairman), Vol. 3, Washington, D. C., The White House, pp. 55—94.
Odum H. T., 1968. Work circuits and systems stress. In: Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems, H. E. Young, ed. Orono, University of Maine Press, pp. 81—138.
Odum H. T., 1971. Environment, Power and Society, New York, John Wiley and Sons, 331 pp.
Odum H. T., 1973. Energy, ecology and economics, Ambio, **2**(6), 220—227.
Odum H. T., 1975. Energy quality and carrying capacity of the Earth, Trop. Ecol., **16**(1), 1—8.
Odum H. T., 1978. Energy analysis, energy quality, and environment. In: Energy Analysis: A New Public Policy Tool, Martha Gilliland, ed. AAAS Selected Symp., 9, Washington, D. C., American Association for the Advancement of Science, pp. 55—87.
Odum H. T., 1982. Systems Ecology, New York, John Wiley and Sons.
Odum H. T., Cantlon J. E., Kornicker L. S., 1960. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species-individuals distribution, species entropy and ecosystem evolution and the meaning of a species-variety index, Ecology, **41**, 395—399.
Odum H. T., Hoskin Ch. M., 1957. Metabolism of a laboratory stream microcosm, University of Texas Publ. Inst. Marine Sci., **4**, 115—133.
Odum H. T., McConnell W. M., Abbott W., 1958. The chlorophyll "A" of communities, University of Texas Publ. Inst. Marine Sci., **5**, 65—97.
Odum H. T., Odum E. C., 1981. Energy Basis for Man and Nature (2nd ed.), New York, McGraw-Hill, 337 pp.
Odum H. T., Odum E. P., 1955. Tropic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll., Ecol. Monogr., **25**, 291—320.
Odum H. T., Pigeon R. F. (eds.), 1970. A tropical Rain Forest. A study of irradiation and ecology at El Verge, Puerto Rico, Springfield, Va., National Technical Info. Service, 1678 pp.
Odum H. T., Pinkerton R. C., 1955. Times speed regulator, the optimum efficiency for maximum output in physical and biological systems, Am. Sci., **43**, 331—343.
Odum H. W., 1936. Southern Regions of the United States. Chapel Hill, University of North Carolina Press, 664 pp.
Odum H. W., 1951. The promise of regionalism. In: Regionalism in America, Merrill Jensen, ed. Madison, University of Wisconsin Press.
Odum H. W., Moore H. E., 1938. American Regionalism, New York, Henry Holt and Co.
Odum W. E., 1968. Pesticide pollution in estuaries, Sea Frontiers (International Oceanographic Foundation, Miami, Fla.), **14**, 234—245.
Odum W. E., 1970. Insidious alteration of the estuarine environment, Trans. Am. Fish. Soc., **99**, 836—847.
Odum W. E., Heald E J., 1972. Tropic analysis of an estuarine mangrove community, Bull. Marine Sci., **22**(3), 671—738.
Odum W. E., Heald E. J., 1975. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. In: Estuarine Research, G. E. Cronin, ed. Vol. 1, New York, Academic Press, pp. 265—286.

Odum W. E., Woodwell G. M., Wurster C. F., 1969. DDT residues absorbed from organic detritus by fiddler crabs, Science, **164**, 576—577.
Office of Technology Assessment (OTA), U. S. Congress, 1982. Global Models, World Futures and Public Policy, A Critique, Washington, D. C., Office of Technology Assessment.
Ogburn W. F., 1922. Social change with respect to culture and original nature, New York, Heubsch.
Oliver C. D., 1981. Forest development in North America following major disturbances, Forest Ecol. Mgmt., **3**, 153—168.
Oliver C. D., Stephens E. P., 1977. Reconstruction of a mixed-species forest in central New England, Ecology, **58**, 562—572.
Olson J. S., 1958. Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes, Bot. Gaz., **119**, 125—170.
Olson J. S., 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems, Ecology, **44**, 322—332.
Olson J. S., 1964. Gross and net production of terrestrial vegetation, J. Ecol., **62**, 99—118.
Omernik J. M., 1977. Non-point source stream nutrient level relationship: A nationwide study, EPA Ecol. Res. Ser. 600/3-77-105, Corvallis, Oregon.
O'Neill G. K., 1977. The High Frontier; Human Colonies in Space, New York, William Morrow, 288 pp.
O'Neill R. V., 1967. Niche segregation in seven species of diplopods, Ecology, **48**, 983.
O'Neill R. V., 1976. Ecosystem persistence and heterotrophic regulation, Ecology, **57**, 1244—1253.
Oosting H. J., 1942. An ecological analysis of the plant communities of Piedmont, North Carolina, Am. Midl. Nat., **28**, 126.
Oosting H. J., 1956. The Study of the Plant Communities (2nd ed.), San Francisco, W. H. Freeman.
Oparin A. I., 1938. The Origin of Life, New York, Macmillan.
Ophel I. L., 1963. The fate of radiostrontium in a freshwater community. In: Radioecology, V. Schultz and W. Klement, eds., New York, Reinhold, pp. 213—216.
Osborn F., 1948. Our Plundered Planet, Boston, Little, Brown.
Overgaard-Neilsen C., 1949. Feeliving nematodes and soil microbiology, Proc. 4th Int. Congr. Microbiology, Copenhagen, 1947, pp. 283—284.
Ovington J. D., 1957. Dry matter production by *Pinus sylvestris*, Ann. Bot. n. s., **21**, 287—314.
Ovington J. D., 1961. Some aspects of energy flow in plantations of *Pinus sylvestris*, Ann. Bot. n. s., **25**, 12—20.
Ovington J. D., 1962. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. In: Advances in Ecological Research, J. B. Cragg, ed. Vol. 1, New York, Academic Press, pp. 103—192.
Ovington J. D., 1965. Organic production, turnover and mineral cycling in woodlands, Biol. Rev., Cambridge Phil. Soc., **40**, 295—336.
Owen D. F., Wiegert R. G., 1976. Do consumers maximize plant fitness?, Oikos, **27**, 489—492.
Page T., 1977. Conservation and Economic Efficiency, A Resources for the Future Book, Baltimore, Johns Hopkins Press.
Paine R. T., 1966. Food web diversity and species diversity, Am. Nat., **100**.
Palmgren P., 1949. Some remarks on the short-term fluctuations in the numbers of northern birds and mammals, Oikos, **1**, 114—121.
Paris O. H., Pitelka F. A., 1962. Population characteristics of the terrestrial isopod *Armedillidium vulgare* in California grassland, Ecology, **43**, 229—248.
Park Th., 1934. Studies in population physiology: Effect of conditioned flour upon the productivity and population decline of *Tribolium confusum*, J. Exp. Zool., **68**, 167—182.

Park Th., 1954. Experimental studies of interspecific competition. II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*, Physiol. Zool., 27, 177—238.
Parker J. R., 1930. Some effects of temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus* and *Cannula pellucida* Scudder (Orthoptera), Bull. Univ. Montana Agr. Exp. Sta., **223**, 1—132.
Patrick R., 1954. Diatoms as an indication of river change, Proc. 9th Industrial Waste Conference, Purdue University Engineering Extension Series, **87**, 325—330.
Patrick R., 1967. Diatom communities in estuaries. In: Estuaries, G. H. Lauff, ed. Publication No. 83, Washington, D. C., American Association for the Advancement of Science, pp. 311—315.
Patten B. C., 1963. Plankton: Optimum diversity structure of a summer community, Science, **140**, 894—898.
Patten B. C., 1963a. Information processing behavior of a natural plankton community, Am. Biol. Teacher, **25**, 489—501.
Patten B. C., 1966. Systems ecology; a course sequence in mathematical ecology, BioScience, **16**, 593—598.
Patten B. C. (ed.), 1971. Systems Analysis and Simulation in Ecology, Vol. I, New York, Academic Press. (See also Vol. II, 1972; Vol. III, 1974; Vol. IV, 1976.)
Patten B. C., 1978. Systems approach to the concept of environment, Ohio J. Sci., 78, 206—222.
Patten B. C., 1981. Environs: The superniches of ecosystems, Am. Zool., **21**, 845—852. (See also Am. Nat., **119**, 179—219, 1982).
Patten B. C., Anuble G. T., 1981. The systems theory of the ecological niche, Am. Nat., **118**, 345—369.
Patten B. C., Odum E. P., 1981. The cybernetic nature of ecosystems, Am. Nat., **118**, 886—895.
Patten B. C., Witkamp M., 1967. Systems analysis of ^{134}cesium kinetics in terrestrial microcosms, Ecology, **48**, 813—824.
Patton D. R., 1975. A diversity index for quantifying habitat "edge.", Wildl. Soc. Bull., **3**, 171—173.
Paul E. A., Kucey R. M. N., 1981. Carbon flow in plant microbial associations, Science, **213**, 473—474.
Payne W. J., 1970. Energy yields and growth of heterotrophs, Ann. Rev. Microbiol., **24**, 17—51.
Payne W. J., 1981. Denitrification, New York, John Wiley and Sons.
Peakall D. B., 1967. Pesticide-induced enzyme breakdown of steroids in birds, Nature, **216**, 505—506.
Peakall D. B., Witt P. N., 1976. The energy budget of an orb web-building spider, Comp. Biochem. Physiol., 54A, 187—190.
Pearl R., 1927. The growth of populations, Quart. Rev. Biol., **2**, 532—548.
Pearl R., Parker S. L., 1921. Epberimental studies on the duration of life: Introductory discussion of the duration of life in *Drosophila, Am.* Nat., **55**, 481—509.
Pearl R., Reed L. J., 1930. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation, Proc. Natl. Acad. Sci., (Wash.) 6, 275—288.
Pearse A. S., 1939. Animal Ecology (2nd ed.), New York, McGraw-Hill.
Pearse P. H., 1968. A new approach to the evaluation of non-priced recreational resources, Land Economics, **44**(1), 87—99.
Peet R. K., 1974. The measurement of species diversity, Ann. Rev. Ecol. Syst., **5**, 285—308.
Peet R. K., 1978. Ecosystem convergence, Am. Nat., **112**, 441—444.
Penfound W. T., 1956. Primary production of vascular aquatic plants, Limnol. Oceanogr., **1**, 92—101.

Penman H. L., 1956. Weather and water in the growth of grass. In: The Growth of Leaves, F. L. Milthrope, ed. London, Butterworth.
Peterman R. M., 1978. The ecological role of mountain pine beetle in lodgepole pine forests, and the insect as a management tool. In: Mountain Pine Beetle Management in Lodgepole Pine Forests, Berryman, Stark, and Amman, eds. Moscow, University of Idaho Press.
Peters G. A., 1978. Blue-green algae and algal associations, BioScience, **28**, 580—585.
Peterson B. J. et al., 1980. Salt marsh detritus: An alternative interpretation of stable carbon isotope ratios and the fate of *Spartina alterniflora*, Oikos, 34, 173—177.
Petrides G. A., 1950. The determination of sex and age ratios in fur animals, Am. Midl. Nat., **43**, 355—382.
Petrides G. A., 1956. Big game densities and range carrying capacity in East Africa, N. A. Wildl. Conf. Trans., **21**, 525—537.
Petrusewicz K. (ed.), 1967. Secondary productivity of terrestrial ecosystems, Inst. Ecol. Polish Acad. Sci. Int. Biol. Program (Warsaw). Vol. I, 367 pp.; Vol. II, 879 pp.
Pfennig N., 1967. Photosynthetic bacteria, Ann. Rev. Microbiol., **21**, 285—324.
Philip J. P., 1955. Note on the mathematical theory of animal population dynamics and a recent fallacy, Austr. J. Zool., **3**, 287—294.
Phillips E. A., 1959. Methods of Vegetation Study, New York, Holt, Rinehart and Winston.
Pianka E. R., 1967. Lizard species diversity, Ecology, **48**, 333—351.
Pianka E. R., 1970. On *r*- and *K*-selection, Am. Nat., **104**, 592—597.
Pianka E. R., 1978. Evolutionary Ecology (2nd ed.), New York, Harper and Row.
Pickett S. T. A., 1976. Succession: An evolutionary interpretation., Am. Nat., **110**, 107—119.
Picozzi N., 1968. Grouse bags in relation to the management and geology of heather moors, J. Appl. Ecol., **5**, 483—488.
Pielou E. C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections, J. Theoret. Biol., **13**, 131—144.
Pielou E. C., 1966a. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession, J. Theoret. Biol., **10**, 370—383.
Pielou E. C., 1975. Ecological Diversity, New York, Wiley-Interscience, 165 pp.
Pigou A. C., 1920. The Economics of Welfare (4th ed., 1932), London, Macmillan, 976 pp.
Pilson M. E. Q., Nixon S. W., 1980. Marine microcosms in ecological research. In: Microcosms in Ecological Research, J. P. Giesy, ed. U. S. Dept. of Energy Symp. No. 52, Springfield, Va., National Technical Info. Center pp. 724—741.
Pimentel D., 1961. Animal population regulation by the genetic feedback mechanism, Am. Nat., **95**, 65—79.
Pimentel D., 1961a. Species diversity and insect population outbreaks, Ann. Entomol. Soc. Am., 54, 76—86.
Pimentel D., 1968. Population regulation and genetic feedback, Science, **159**, 1432—1437.
Pimentel D., Hurd L. E., Bellotti A. C., et al., 1973. Food Production and the energy crisis, Science, **182**, 443—449.
Pimentel D., Moran M. A., Fast S., et al., 1981. Biomass energy from crop and forest residues, Science, **212**, 1110—1115.
Pimentel D., Pritschilo W., Krummel J., Kutzman J., 1975. Energy and land constraints in food protein production, Science, **190**, 754—760.
Pimental D., Stone F. A., 1968. Evolution and poulation ecology of parasite-host systems, Can. Entomol., **100**, 655—662.

Pimentel D., Terhume E. C., Dyson-Hudson R., et al., 1976. Land degradation: Effects on food and energy resources, Science, 194, 149—155.
Pippenger N., 1978. Complexity theory, Sci. Am., 238(6), 114—124.
Pirt S. J., 1957. The oxygen requirement of growing cultures of an *Aerobacter* species determined by means of the continuous culture technique, J. Gen. Microbiol., 16, 59—75.
Pitelka F. A., 1964. The nutrient recovery hypothesis for arctic microtine cycles. In: Grazing in Terrestrial and Marine Environments, A. J. Crisp, ed. Oxford, Blackwell.
Pitelka F. A., 1973. Cyclic patterns in lemming populations near Barrow, Alaska. In: Alaska Arctic Tundra, M. E. Britton, ed. Tech. Paper 25, Washington, D. C., Arctic Inst. N. Am., pp. 119—215.
Plass G. N., 1955. The carbon dioxide theory of climate change, Tellus, 8, 140—154.
Plass G. N., 1959. Carbon dioxide and climate, Sci. Am., 20(1), 41—47.
Platt R. B., 1965. Ionizing radiation and homeostasis of ecosystems. In: Ecological Effects of Nuclear War, G. M. Woodwell, ed. Upton, N. Y., Brookhaven National Laboratory Publ. No. 917, pp. 39—60.
Pollard H. P., Gorenstein S., 1980. Agrarian potential, population, and the Tarascan state, Science, 209, 274—277.
Polumin N. (ed.), 1980. Growth Without Ecodisasters, Proc. 2nd Int. Conf. on Environ, Future, Iceland, 1977, London, Macmillan Press, 675 pp.
Polynov B. B., 1937. The Cycle of Weathering, Trans. from Russian by Muir A. Murby, London, 230 pp.
Pomeroy L. R., 1959. Algal productivity in Georgia salt marshes, Limnol. Oceanogr., 4, 386—397.
Pomeroy L. R., 1960. Residence time of dissolved phosphate in natural waters, Science, 131, 1731—1732.
Pomeroy L. R., 1970. The strategy of mineral cycling, Ann. Rev. Ecol. Syst., 1, 171—190.
Pomeroy L. R. (ed.), 1974. Cycles of Essential Elements, Benchmark Papers in Ecology, Stroudsburg, Pa., Dowden, Hutchinson and Ross; New York, Academic Press, 373 pp.
Pomeroy L. R., 1979. Secondary production mechanisms of continental shelf communities. In: Ecological Processes in Coastal and Marine Systems, R. J. Livingston, ed. New York, Plenum, pp. 163—186.
Pomeroy L. R., 1980. Detritus and its role as a food source. In: Fundamentals of Aquatic Ecosystems, Barnes and Mann, eds. Oxford, Blackwell, pp. 84—192.
Pomeroy L. R., Johannes R. E., Odum E. P., Roffman B., 1969. The phosphorus and zinc cycles and productivity of a salt marsh. In: Proc. 2nd Symp. Radioecology, D. J. Nelson and F. C. Evans, eds. Springfield, Va., Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Info., pp. 412—419.
Pomeroy L. R., Mathews H. M., Min H. S., 1963. Excretion of phosphate and soluble organic phoshporus compounds by zooplankton, Limnol. Oceanogr., 8, 50—55.
Pomeroy L. R., Odum E. P., Johannes R. E., Roffman B., 1966. Flux of ^{32}P and ^{65}Zn through a salt marsh ecosystem, Proceedings of the Symposium on the Dispersal of Radioactive Wastes into Seas, Oceans and Surface Waters, Vienna, pp. 177—188.
President's Science Advisory Committee, 1967. The World Food Problem, Three vols., Washington, D. C., U. S. Government Printing Office.
Preston F. W., 1948. The commonness and rarity of species, Ecology, 29, 254—283.
Preston F. W., 1960. Time and space and the variation of species, Ecology, 41, 611—627.
Prigogine I., 1962. Introduction to Nonequilibrium Thermodynamics, New York, John Wiley and Sons.

Prigogine I., 1978. Time structure and fluctuations, Science, **201**, 777—785.
Prigogine I., Nicolis G., Babloyantz A., 1972. Thermodynamics and evolution, Physics Today, **25**(11), 23—38; **25**(12), 138—144.
Prigogine N. G., Prigogine I., 1977. Self Organization in Nonequilibrium Systems, New York, John Wiley and Sons.
Primm S. L., Lawton J. H., 1977. Number of trophic levels in ecological communities, Nature. 268, 329—331.
Pritchard D. W., 1967. What is an estuary: Physical viewpoint. In: Estuaries, G. H. Lauff, ed. Publ. No. 83, Washington, D. C., American Association for the Advancement of Science, pp. 3—5..
Prosser C. L. (ed.), 1967. Molecular Mechanisms of Temperature Adaptation, Washington, D. C., American Association for the Advancement of Science.
Provasoli L., 1958. Nutrition and ecology of protozoa and algae, Ann. Rev. Microbiol., **12**, 279—308.
Provasoli L., 1963. Organic regulation of phytoplankton fertility. In: The Sea, M. N. Hill, ed. Vol. 2, New York, Wiley Interscience, pp. 165—219.
Pyke G. H., Pulliam H. R., Charnov E. L., 1977. Optimal foraging: A selective review of theory and tests, Quart. Rev. Biol., **52**, 137—154.
Randolph P. A., Randolph J. C., Barlow C. A., 1975. Age-specific energetics of the pea aphid, Ecology, **56**, 359—369.
Randolph P. A., Randolph J. C., Mattingly K., Foster M. M., 1977. Energy costs of reproduction in the cotton rat, *Sigmodon hispidus*, Ecology, **58**, 31—45.
Rapoport A., Chammah A. M., 1970. Prisoner's Dilemma, Ann Arbor. University of Michigan Press.
Rappaport R. A., 1967. Pigs for the Ancestors. New Haven, Yale University Press.
Rappaport R. A., 1971. The flow of energy in an agricultural society, Sci. Am., **224**(3), 116—132.
Rasmussen D. I., 1941. Biotic communities of Kaibab Plateau, Arizona. Ecol. Monogr., **11**, 229—275.
Raunkaier C., 1934. The Life Form of Plants and Statistical Plant Geography, Oxford, Clarendon Press.
Ravera O., 1969. Seasonal variation of the biomass and biocoenotic structure of plankton of the Bay of Ispra (Lago Maggiore), Verh. Int. Ver. Limnol., **17**, 237—254.
Rawson D. S., 1952. Mean depth and the fish production of large lakes, Ecology, **33**, 513—521.
Reardon P. O., Leinweber C. L., Merrill L. B., 1972. The effect of bovine saliva on grasses, J. Anim. Sci., **34**, 897—898.
Reardon P. O., Leinweber C. L., Merrill L. B., 1974. Response of sideoats grama to animal saliva and thiamine, J. Range Mgmt., **27**, 400—401.
Redfield A. C., 1958. The biological control of chemical factors in the environment, Am. Sci., **46**, 205—221.
Reichle D. (ed.), 1970. Analyses of Temperate Forest Ecosystems, Heidelberg, Berlin, Springer-Verlag. 304 pp.
Reichle D. (ed.), 1975. Advances in ecosystem analysis, BioScience, **25**, 257—264.
Reichle D. E., Franklin J. F., Goodall D. W. (eds.), 1975. Productivity of World Ecosystems, Washington, D. C., National Academy of Science.
Reif A. E., 1981. The causes of cancer, Am. Sci., **69**, 437—447.
Reifsynder W. E., Lull H. W., 1965. Radiant energy in relation to forests, Tech. Bull. No. 1344, Washington, D. C., U. S. Dept. of Agriculture, Forest Service, 111 pp.
Rensberger B., 1981. Evolution of evolution, Mosaic (NSF Journal) **12**(5), 14—22.
Rensberger B., 1982. Evolution since Darwin, Science-82, **3**(3), 41—45.

Revelle R. (ed.), 1966. Population and food supplies: The edge of the knife. In: Prospects of the World Food Supply: A Symposium, Washington, D. C., National Academy of Science, pp. 24—47.
Revelle R. (ed.), 1971. Rapid Population Growth, National Academy of Science Study, Baltimore, Johns Hopkins Press.
Rice E. L., 1974. Allelopathy, New York, Academic Press, 368 pp.
Rice E. L., Pancholy S. K., 1972. Inhibition of nitrification by climax vegetation, Am. J. Bot., 59, 1033—1040; 60, 691—702 (1973); 61, 1094—1103 (1974).
Rich P. H., 1978. Reviewing bioenergetics, BioScience, 28, 80.
Rich P. H., Wetzel R. G., 1978. Detritus in the lake ecosystem, Am. Nat., 112, 57—71.
Richards B. N., 1974. Introduction to the Soil Ecosystem, New York, Longman, 266 pp.
Richmond R. C., Gilpin M. E., Salas S. P., Hyala F. J., 1975. A search for emergent competitive phenomena: The dynamics of multispecies *Drosophila* systems, Ecology, 56, 709—714.
Ricker W. E., 1946. Production and utilization of fish populations, Ecol. Monogr., 16, 373—391.
Ricker W. E., 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations, Fish. Res. Bd. Canada Bull., 119, 1—300.
Ricker W. E., Forester R. E., 1948. Computation of fish production, Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 11, 173—211.
Ricklefs R. E., 1970. Clutch size in birds; outcome of opposing predator and prey adaptations, Science, 168, 599—600.
Ricklefs R. E., 1979. Ecology (2nd ed.), New York, Chiron Press, 966 pp.
Ridker R. G., 1973. To grow or not to grow: That's not the relevant question, Science, 182, 1315—1318.
Richert S. E., 1981. The consequences of being territorial: Spiders, a case study, Am. Nat.. 117, 871—892.
Rifkin J., 1980. Entropy, Entropy, Entropy; A New World Review, New York The Viking Press, 305 pp.
Rigler F. H., 1961. The uptake and release of inorganic phosphorus by *Daphnia magna* Straus, Limnol. Oceanogr., 6, 165—174.
Riley G. A., 1944. The carbon metabolism and photosynthetic efficiency of the earth, Am. Sci., 32, 132—134.
Riley G. A., 1952. Phytoplankton of Block Island Sound, 1949, Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 13, 40—64.
Riley G. A., 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952—54. IX. Production and utilization of organic matter, Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 15, 324—344.
Riley G. A., 1963. Organic aggregates in sea water and the dynamics of their formation and utilization, Limnol. Oceanogr., 8, 372—381.
Ripper W. E., 1956. Effect of pesticides on the balance of arthropod populations, Ann. Rev. Entomol., 1, 403—438.
Robertson G. P., Vitousek P. M., 1981. Nitrification potential in primary and secondary succession, Ecology, 62, 376—386.
Rodhe W., 1955. Can plankton production proceed during winter darkness in subarctic lakes?, Proc. Int. Assoc. Theoret. Appl. Limnol., 12, 117—122.
Root R. B., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher, Ecol. Monogr., 37, 317—350.
Root R. B., 1969. The behavior and reproductive success of the blue-gray gnatcatcher, Condor, 71, 16—31.
Rosenzweig M. L., 1968. Net primary production of terrestrial communities; prediction from climatological data, Am. Nat., 102, 67—74.
Roughgarden J., 1971. Density-dependent natural selection, Ecology, 52, 453—468.

Rounsefell G. A., 1946. Fish production in lakes as a guide for estimating production in proposed reservoirs, Copeia, 1946, 29—40.

Rovira A. D., 1965. Interaction between plant roots and soil microorganisms, Ann. Rev. Microbiol., 19, 241—266.

Rudd R. I., 1964. Pesticides and the Living Landscape, Madison, University of Wisconsin Press, 320 pp.

Ruehle J. L., Marx D. H., 1979. Fiber, food, fuel and fungal symbionts, Science, 206, 419—422.

Russell E. W., 1961. Soil Conditions and Plant Growth (9th ed.). London, Longmans.

Russell F., 1968. The Vermont Prophet: George Perkins Marsh., Horizon, **10**, 17—23.

Ruttner F., 1963. Fundamentals of Limnology (3rd ed.), Frey and Fry, trans., Toronto, University of Toronto Press, 295 pp.

Ryther J. H., 1954. The ecology of phytoplankton blooms in Moriches Bay and Great South Bay, Long Island, New York., Biol. Bull., **106**, 198—209.

Ryther J. H., 1956. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity, Limnol. Oceanogr., 1, 61—70.

Ryther J. H., 1969. Photosynthesis and fish production in the sea, Science, 166, 72—76.

Ryther J. H., Yentsch. C. S., 1957. The estimation of photoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data, Limnol. Oceanogr., **2**, 281—286.

Saarinen E., 1943. The City: Its Growth, Its Decay, Its Future, Cambridge, Mass., MIT Press, 380 pp.

Sale K., 1978. The polis perplexity: An inquiry into the size of cities. Working Papers, Jan.-Feb. 1978.

Salt G. W., 1979. A comment on the use of the term emergent properties, Am. Nat., **113**, 145—148.

Sanders F. E., Mosse B., Tinker P. B. (eds.), 1975. Endomycorrhizas, New York and London, Academic Press.

Sanders H. L., 1968. Marine benthic diversity: A comparative study, Am. Nat., **102**, 243—282.

San Pietro A., Greer F. A., Army T. J. (eds.), 1967. Harvesting the Sun, New York, Academic Press, 342 pp.

Santos P. F., Phillips J., Witford W. G., 1981. The role of mites and nematodes in early stages of buried litter decomposition in a desert, Ecology, 62, 664—669.

Santos P. F., Whitford W. G., 1981. The effects of microarthropods on litter decomposition in a Chihuahuan desert ecosystem, Ecology, 62, 654—663.

Sauer C. O., 1950. Grassland, climax, fire and man, J. Range Mgmt., **3**, 16—21.

Sauer C. O., 1963. Fire and early man. In: Land and Life: A Selection from the Writings of Carl Ortwin Sauer, J. Leighly, ed. Berkeley, University of California Press, pp. 228—299.

Saunders D. S., 1976. The biological clock of insects, Sci. Am., **234**(2), 114—121.

Saunders G. W., 1957. Interrelationships of dissolved organic matter and phytoplankton, Bot. Rev., 23, 389—409.

Saunders J. F. (ed.), 1968. Bioregenerative Systems, NASA. SP165. Washington, D. C., Superintendent of Documents, U. S. Govt. Printing Office, 153 pp.

Saunders P. T., 1978. Population dynamics and length of food chains, Nature, 272, 189—190.

Saunders P. T., Ho M. W., 1976. On the increase in complexity in evolution, J. Theoret Biol., 63, 375—384.

Schaffer W. M., 1974. Selection for optimal life histories: The effects of age structure, Ecology, **55**, 291—303.

Schelske C. L., 1977. Trophic status and nutrient leaching for Lake Michigan. In: North American Project — A Study of U. S. Water Bodies, EPA Report 600/3-77-086, Corvallis, Oregon.
Schelske C. L., Odum E. P., 1961. Mechanisms maintaining high productivity in Georgia estuaries, Proc. Gulf Carib. Fish. Inst., **14**. 75—80.
Schindler D. W., 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes, Science, **195**, 260—262.
Schmidt-Nielsen B., Schmidt-Nielsen K., 1952. Water metabolism of desert mammals, Physiol. Rev., **32**, 135—166.
Schmidt-Nielsen K., 1964. Desert Animals: Physiological Problems of Heat and Water, London, Oxford University Press, 270 pp.
Schoener T. W., 1969. Optimal size and specialization in constant and fluctuating environments: An energy-time approach. In: Diversity and Stability in Ecological Systems, G. M. Woodwell and H. H. Smith, eds. Brookhaven Symp. Biol. No. 22. Upton, N. Y., Brookhaven National Laboratory, pp. 103—114.
Schoener T. W., 1971. Theory of feeding strategies, Ann. Rev. Ecol. Syst., **2**, 369—404.
Schoener T. W., 1974. Resource partitioning in ecological communities, Science, **185**, 27—39.
Schoener T. W., 1974a. Competition and the form of habitat shift, Theor. Pop. Biol., **6**, 265—307.
Schroder G. D., Rosenzweig M. L., 1975. Perturbation analysis of competitions and overlap in habitat utilization between *Dipodomys ordi* and *Dipodomys mernami*, Oecologia, **19**, 9—28.
Schrödinger E., 1945. What Is Life? The Physical Aspects of the Living Cell, Cambridge, England, Cambridge University Press, 91 pp.
Schultz A. M., 1964. The nutrient recovery hypothesis for arctic microtine cycles. II. Ecosystem variables in relation to arctic microtine cycles. In: Grazing in Terrestrial and Marine Environments, D. J. Crisp, ed. Oxford, Blackwell, pp. 57—68.
Schultz A. M., 1969. A study of an ecosystem: The arctic tundra. In: The Ecosystem Concept in Natural Resource Management, G. Van Dyne, ed. New York, Academic Press, pp. 77—93.
Schumacher G. F., 1973. Small Is Beautiful, New York, Harper and Row.
Schurr S. H. (ed.), 1972. Energy, Economic Growth and the Environment, A Resources for the Future Book, Baltimore, Johns Hopkins Press.
Schurr S. H. (Project Director), 1979. Energy in America's Future: The Choices Before Us., A Resources for the Future Book., Baltimore, Johns Hopkins Press.
Scott J. O. (ed.), 1956. Allee memorial number, Series of papers on social organization in animals, Ecology, **37**, 211—273.
Sears P. B., 1935. Deserts on the March, Normal, University of Oklahoma Press.
Sears P. B., 1957. The Ecology of Man, Condon Lectures, Corvallis, University of Oregon Press, 61 pp.
Selye H., 1955. Stress and disease, Science, **122**, 625—631.
Shabman L., Batie S. S., 1978. Economic value of natural coastal wetlands: A critique, Coastal Zone Mgmt. J., **4**, 231—247.
Shannon C., 1950. Memory requirements in a telephone exchange, Bell Tech. J., **29**, 343—347.
Shannon C. E., Weaver W., 1949. The Mathematical Theory of Communication, Urbana, University of Illinois Press, 117 pp.
Shantz H. L., 1917. Plant succession on abandoned roads in eastern Colorado, J. Ecol., **5**, 19—42.
Shelford V. E., 1911. Physiological animal geography, J. Morphol., **22**, 551—618.

Shelford V. E., 1911a. Ecological succession: Stream fishes and the method of physiographic analysis, Biol. Bull., **21**, 9—34.
Shelford V. E., 1911b. Ecological succession: Pond fishes, Biol. Bull., **21**, 127—151.
Shelford V. E., 1913. Animal Communities in Temperate America, Chicago, University of Chicago Press.
Shelford V. E., 1943. The abundance of the collared lemming in the Churchill area, 1929—1940, Ecology, **24**, 472—484.
Sheridan D., 1981. The underwatered west: Overdrawn at the well, Environment, **23**, 6—12, 30—33.
Shugart H. H., O'Neill R. V. (eds.), 1979. Systems Ecology, Benchmark Papers in Ecology No. 9, Stroudsburg, Pa., Dowden, Hutchinson and Ross.
Silliman R. P., 1969. Population models and test populations as research tools, BioScience, **19**, 524—528.
Silverstein R. M., 1981. Pheromones: Background and potential for use in insect control, Science, **213**, 1326—1332.
Simberloff D. S., 1974. Equilibrium theory of island biogeography and ecology, Ann. Rev. Ecol. Syst., **5**, 161—182.
Simberloff D. S., 1976. Trophic structure determination and equilibrium in an arthropod community, Ecology, **57**, 395—398.
Simberloff D. S., Abele L. G., 1976. Island biogeography theory and conservation practice, Science, **191**, 285—286, 193—1032.
Simberloff D. S., Wilson E. O., 1969. Experimental zoogeography of islands: The colonization of empty islands, Ecology, **50**, 278—296.
Simon H. A., 1962. The architecture of complexity, Proc. Am. Phil. Soc., **106**, 467—482. Reprinted in Sciences of the Artificial (2nd ed.), 1981, Cambridge, Mass., MIT Press.
Simon H. A., 1973. The organization of complex systems. In: Hierarchy Theory: The Challenge of Complex Systems, H. H. Pattee, ed. New York, George Braziller, pp. 3—27.
Simon J. L., 1981. Ultimate Resource, Princeton, N. J., Princeton University Press, 415 pp.
Simpson E. H., 1949. Measurement of diversity, Nature, **163**, 688.
Simpson G. G., 1969. The first three billion years of community evolution. In: Diversity and Stability in Ecological Systems, G. M. Woodwell and H. H. Smith, eds. Brookhaven Symposium in Biology, No. 22, Upton, N. Y., Brookhaven National Laboratory, pp. 162—177.
Sinclair A. R. E., Norton-Griffiths M. (eds.), 1979. Serengeti: Dynamics of an Ecosystem, Chicago, University of Chicago Press, 389 pp.
Sinden J. A., Worrell A. C., 1979. Unpriced Values: Decisions Without Market Prices, New York, Wiley-Interscience, 511 pp.
Skellum J. G., 1952. Studies in statistical ecology, I-spatial pattern, Biometrica, **39**, 346—362.
Slesser M., 1978. Energy in the Economy, New York, Macmillan.
Slobodkin L. B., 1954. Population dynamics in *Daphnia obtusa,* Kurz. Ecol. Monogr., **24**, 69—88.
Slobodkin L. B., 1960. Ecological energy relationships at the population level, Am. Nat., **95**, 213—236.
Slobodkin L. B., 1962. Growth and Regulation of Animal Populations, New York, Holt, Rinehart and Winston, 184 pp.
Slobodkin L. B., 1964. Experimental populations of hydrida. In: Brit. Ecol. Soc. Jubilee Symp. Suppl. to J. Ecol. **52** and J. Anim. Ecol. **33**, 1—244, Oxford, Blackwell, pp. 131—148.
Slobodkin L. B., 1968. How to be a predator, Am. Zool., 8, 43—51.
Small M., 1976. Marsh/pond sewage treatment plants. In: Proceedings of Symposium on Freshwater Wetlands and Sewage Effuent Disposal, D. L. Tilton, R. H. Kodlec, and C. J. Richardson, eds., Ann Arbor, University of Michigan Press, pp. 197—213.

Smith A. D., 1940. A discussion of applications of climatological diagrams, the hythergraph, to distribution of natural vegetation types, Ecology, **21**, 184—191.
Smith C., 1976. When and how much to reproduce: The trade-off between power and efficiency, Am. Zool., **16**, 763—774.
Smith F. E., 1954. Quantitative aspects of population growth. In: Dynamics of Growth Processes, E. J. Boell, ed. Princeton, N. J., Princeton University Press.
Smith F. E., 1969. Today the environment, tomorrow the world, BioScience, **19**, 317—320.
Smith F. E., 1969a. Effects of enrichment in mathematical models. In: Eutrophication, Washington, D. C., National, Academy of Science, pp. 631—645.
Smith F. E., 1970. Ecological demand and environmental response, J. Forestry **68**, 752—755.
Smith N. G., 1968. The advantage of being parasitized, Nature, **219**, 690—694.
Smith R. F., van den Bosch R., 1967. Integrated control. In: Pest Control: Biological, Physical and Selected Chemical Methods, Kilgore and Doutt, eds., New York, Academic Press, pp. 295—340.
Smith R. F. (ed.), 1966. A symposium on estuarine fisheries, Trans. Am. Fish. Soc. (Suppl.), **95**(4), 1—154.
Smith S. H., 1966. Species succession and fishery exploitations in the Great Lakes, Symposium on Overexploited Animal Populations, Washington, D. C., American Association for the Advancement of Science, 28 pp. (mimeographed).
Smith V. K., Krutilla J. V., 1979. Resource and environmental constraints to growth, Am. J. Agr. Econ., **61**, 395—408.
Smith W. H., 1981. Air Pollution and Forests: Interaction Between Air Contaminants and Forest Ecosystems, New York, Springer-Verlag.
Snow C. P., 1959. The Two Cultures and the Scientific Revolution, New York, Cambridge University Press.
Solbrig O. T., 1971. The population biology of dandelions, Am. Sci., 59, 686—694.
Somero G. N., 1969. Enzymic mechanisms of temperature compensation, Am. Nat., **103**, 517—530.
Sopper W. E., 1968. Waste water renovations for reuse: Key to optimum use of water resources. In: Water Research, Vol. 2. New York, Pergamon Press, pp. 471—480.
Sorokin J. T., 1964. On the trophic role of chemosynthesis in water bodies, Int. Rev. Ges. Hydrobiol., **49**, 307—324.
Soule M. E., Wilcox B. A. (eds.), 1980. Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective, Sunderland, Mass., Sinauer Associates, 396 pp.
Sparrow A. H., 1962. The role of the cell nucleus in determining radiosensitivity, Brookhaven Lecture Series No. 17, Brookhaven National Laboratory Publication No. 766.
Sparrow A. H., Schairer L. A., Sparrow R. C., 1963. Relationship between nuclear volumes, chromosome numbers, and relative radiosensitivities, Science, **141**, 163—166.
Sparrow A. H., Woodwell G. M., 1962. Prediction of the sensitivity of plants to chronic gamma irradiation, Rad. Bot., **2**, 9—26.
Spilhaus A. (ed.), 1966. Waste Management and Control, Publication No. 1400, Washington, D. C., National Academy of Science, 257 pp.
Spring D., Spring E. (eds.), 1974. Ecology and Religion in History, New York, Harper Torchbooks, Harper and Row, 154 pp.
Sprugel D. G., Bormann F. H., 1981. Natural disturbance and the steady state in high altitude balsam fir forests, Science, **211**, 390—393.

Spurlock J. M., Modell M., 1978. Technology requirements and planning criteria for closed life support systems for manned space missions, Washington, D. C., Office of Life Sciences, NASA.
Stanford Research Institute, 1975. City Size and the Quality of Life, Report of Subcommittee on Rural Development of Committee on Agriculture and Forestry, U. S. Senate. (Published as a Congressional Hearing in 1978.)
Stanley S. M., 1979. Macroevolution: Pattern and Process, San Francisco, W. H. Freeman, 332 pp.
Stanley S. M., 1981. The New Evolutionary Timetable, New York, Basic Books, 222 pp.
Starr C. (ed.), 1971. Energy and Power, Sci. Am. Special Issue, Vol. 224, No. 3.
Stearns S. C., 1976. Life-history tactics; a review of ideas, Quart. Rev. Biol., 51, 3—47.
Stearns S. C., 1977. The evolution of life history traits, Ann. Rev. Ecol. Syst., 8, 145—172.
Steele J. H. (ed.), 1970. Marine Food Chains, London, Oliver and Boyd, 552 pp.
Steeman-Nielsen E., 1952. The use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea, J. Cons. Int. Explor. Mer., 18, 117—140.
Steemann-Nielsen E., 1954. On organic production in the ocean, J. Cons. Int. Explor. Mer., 49, 309—328.
Steinhart J. S., Steinhart C. E., 1974. Energy use in the U. S. food system, Science, 184, 307—316.
Steinwascher K., 1978. Interference and exploitation competition among tadpoles of *Rana utricularia*, Ecology, 59, 1039—1046.
Stern A. C. (ed.), 1968. Air Pollution (2nd ed.), Three vols, New York, Academic Press.
Stewart P. A., 1952. Dispersal, breeding, behavior, and longevity of banded barn owls in North America, Auk, 69, 277—285.
Stickel L. F., 1950. Populations and home range relationships of the box turtle, *Terrapene c. carolina* (Linnaeus), Ecol. Monogr., 20, 351—378.
Stobaugh R., Yergin D. (eds.), 1979. Energy Future: Report of the Energy Project at the Harvard Business School, New York, Random House.
Stoddard D. R., 1965. Geography and the ecological approach. The ecosystem as a geographical principle and method, Geography, 50, 242—251.
Stoddard H. L., 1936. Relation of burning to timber and wildlife, Proc. 1st. N. A. Wildl. Conf., 1, 1—4.
Stokes A. W. (ed.), 1974. Territory, Benchmark Papers in Animal Behavior, Stroudsburg, Pa., Dowden, Hutchinson and Ross, 416 pp.
Stonehouse B., Perrins C. (eds.), 1977. Evolutionary Ecology, London and New York, Macmillan Press.
Straffa P., 1973. The Production of Commodities by Means of Commodities. Prelude to a Critique of Economic Theory, Cambridge, England, Cambridge University Press.
Stugren, Von Dr. Bogdan, 1965. Ecologie generala, Bucharest, Editura Dedochea Sipedogogua.
Stugren, Von Dr. Bogdan, 1972. Grundlagen der allgemernen Okologie, Jena, Veb Gustav Fischer Verlag.
Sukachev V. N., 1944. On principles of genetic classification in biocenology, (In Russian.) Zur Obshchei Biol., 5, 213—227, Translated by F. Raney and R. Daubenmire, Ecology, 39, 364—376.
Sukachev V. N., 1959. The correlation between the concepts "forest ecosystem" and "forest biogeocoenose" and their importance for the classification of forests, Proc. IX Int. Bot. Congr., Vol. II, page 387 (abstract). (See also Silva Fennica, 105, 94, 1960).
Sukachev V. N., Dylis N. V. (eds.), 1964. Fundamentals of Forest Biogeocoenology, Moscow, Bot. Inst. Lab. For. Sci., 474 pp. (In Russian; see review in Science, 148, 868, 1965).

Sutherland J. P., 1974. Multiple stable points in natural communities, Am. Nat., **108**, 859—873.
Svardson G., 1949. Competition and habitat selection in birds, Oikos, **1**, 157—174.
Svenson B. H., Söderlund R. (eds.), 1976. Nitrogen, phosphorus and sulfur — global cycles, Ecol. Bull./NFR 22, Stockholm, Royal Swedish Academy of Science.
Swank W. T., Miner N. H., 1968. Conversion of hardwood-covered watershed to white pine reduces water yield, Water Resources Res., **4**, 947—954.
Sweeney J. R., 1956. Responses of vegetation to fire, Univ. Calif. Publ. Bot., 28, 143—250.
Swift M. J., Heal O. W., Anderson J. M., 1979. Decomposition in Terrestrial Ecosystems, Studies in Ecology, Vol. 5, Berkeley, University of California Press, 372 pp.
Swingle H. S., Smith E. V., 1947. Management of farm fish ponds (rev. ed.), Alabama Polytechnic Inst. Agr. Exp. Sta. Bull. No. 254.
Taber R. D., Dasmann R., 1957. The dynamics of three natural populations of the deer, *Odocoileus hemionus columbianus*, Ecology, 38, 233—246.
Takahashi M., Ichimura S., 1968. Vertical distribution and organic matter production of photosynthetic sulfur bacteria in Japanese lakes, Limnol. Oceanogr., **13**, 644—655.
Talbot L. M., Talbon M. H., 1963. The high biomass of wild ungulates on East African savanna, Trans. N. A. Wildl. Conf., **28**, 465—476.
Tansley A. G., 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms, Ecology, **16**, 284—307.
Tappen H., 1968. Primary production, isotopes and the atmosphere. In: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, Vol. 4, Amsterdam, Elsevier, pp. 187—210.
Taub F. B., 1969. A biological model of a freshwater community in a gnotobiotic ecosystem, Limnol. Oceanogr., **14**, 136—142.
Taub F. B., 1974. Closed ecological systems, Ann. Rev. Ecol. Syst., **5**, 139—160.
Taylor M. W., 1977. A comparison of three edge indexes, Wildl. Soc. Bull., **5**, 192—193.
Taylor O. C., Dugger W. M., Jr., Cardiff E. A., Darley E. F., 1961. Interaction of light and atmospheric photochemical (smog) within plants, Nature, **192**, 814—816.
Taylor W. R., 1964. Light and photosynthesis in intertidal benthic diatoms, Helgd. Wiss. Meeresunters, **10**, 29—37.
Teal J. M., 1957. Community metabolism in a temperate cold spring, Ecol. Monogr., **27**, 283—302.
Teal J. M., 1958. Distribution of fiddler crabs in Georgia salt marshes. Ecology, **39**, 185—193.
Teal J. M., 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia, Ecology, **43**, 614—624.
Teitelbaum M. S., 1975. Relevance of demographic transition theory for developing coutries, Science, **188**, 420—425.
Theobald R. (ed.), 1979. Challenge in Renewable Natural Resources. A Guide to Alternate Futures, Washington, D. C., U. S. Department of Agriculture, 123 pp.
Thienemann A., 1929. Der Nahrungskreislauf im Wasser, Verh. deutsch. Zool. Ges., **31**, 29—79.
Thienemann A., 1939. Grundzuge einer allgemeinen Oekologie, Arch. Hydrobiol., **35**, 267—285.
Thomas J. W., Maser C., Rodiek E., 1979. Edges. In: Wildlife Habitat in Managed Forests, J. W. Thomas, ed. Agricultural Handbook No. 53. USDA Forest Service, Washington, D. C., Supt. of Documents, U. S. Govt. Printing Office, pp. 48—59.

Thomas M. D., Hill G. R., 1949. Photosynthesis under field conditions. In: Photosynthesis in Plants, James Franck and Walter E. Loomis, eds. Ames, Iowa State College Press, pp. 19—52.

Thomas W. A., 1969. Accumulation and cycling of calcium by dogwood trees, Ecol. Monogr., 39, 101—120.

Thomas W. L. (ed.), 1956. Man's Role in Changing the Face of the Earth, Chicago, University of Chicago Press.

Thompson D. H., Bennett G. W., 1930. The fishes of Champaign Country: A study of the distribution and abundance of fishes in small streams. Ill. Nat. Hist. Surv. Bull., **19**, 1—101.

Thornthwaite C. W., 1931. The climates of North America according to a new classification, Geogr. Rev., **21**, 633—655.

Thornthwaite C. W., 1948. An approach to a rational classification of climate, Geogr. Rev., 38, 55—94.

Thornthwaite C. W., Mather J. R., 1957. Instructions and tables for computing potential evapotranspiration and water balance, Drexel Inst. Technol. Lab. Climatol. Publ. Climatol., **17**, 231—615.

Thorson G., 1955. Modern aspects of marine level-bottom animal communities, J. Marine Res., **14**, 387—397.

Tilly L. J., 1968. The structure and dynamics of Cone Spring, Ecol. Monogr., 38, 169—197.

Tilton D. L., Kedlec R. H., Richardson C. J. (eds.), 1976. Proceedings of Symposium on Freshwater Wetlands and Sewage Effluent Disposal, Ann. Arbor, University of Michigan, 343 pp.

Tinbergen J. (ed.), 1977. The Rio: Reshaping the International Order, A Report to the Club of Rome Coordinator, New York, Signet, 432 pp.

Tinbergen N., 1968. On war and peace in animals and man, Science, **160**, 1411—1418.

Tjephema J. D., Winship L. J., 1980. Energy requirement for nitrogen fixation in actinorhizal and legume root nodules, Science, **209**, 279—281.

Torrey J. G., 1978. Nitrogen fixation by actinomycetenodulated angiosperms, BioScience, 28, 586—592.

Tounsend C. R., Calow P. (eds.), 1981. Physiological Ecology: An Evolutionary Approach to Resource Use, Sunderland, Mass., Sinauer Associates, 401 pp.

Toynbee A., 1961. A Study of History, New York, Oxford University Press.

Tramer E. J., 1969. Bird species diversity; components of Shannon's formula, Ecology, **50**, 927—929.

Transeau E. N., 1926. The accumulation of energy by plants, Ohio J. Sci., 26, 1—10.

Trautman M. B., 1942. Fish distribution and abundance correlated with stream gradients as a consideration in stocking programs, Trans. 7th N. A. Wildl. Conf., 7, 221—223.

Tribe H. T., 1957. Ecology of microorganisms in soil as observed during their development upon buried cellulose film. In: Microbial Ecology, Williams and Spicer, eds. Cambridge, Cambridge University Press.

Tribe H. T., 1963 The microbial component of humus. In: Soil Organisms, J. Packser and J. van der Drift, eds. Amsterdam, North-Holland Publishing Co.

Triplett G. B., Jr., VanDoren D. M., Jr., 1977. Agriculture without tillage, Sci. Am., **636**(1), 28—33.

Turner F. B. (ed.), 1968. Energy flow in ecosystems (Refresher Course, Am. Soc. Zool.). Am. Zool., 8, 10—69.

Udall S. L., 1965. The Quiet Crisis, New York, Holt, Rinehart and Winston, 209 pp.

Udvardy M. F. D., 1959. Notes on the ecological concepts of habitat biotope and niche, Ecology, **40**, 725—728.

Ulanowicz R. E., 1980. A hypothesis on the development of natural communities, J. Theoret. Biol., 85, 223—245.

United States Department of Agriculture, 1979. Challenge in Renewable Natural Resources. A Guide to Alternate Futures, R. Theobald, ed. Washington, D. C., U. S. Dept. of Agriculture, 123 pp.
United States Water Resources Council, 1978. The Nation's Water Resources — 1975—2000, Two vols, Washington, D. C., U. S. Govt. Printing Office.
Uvarov B. P., 1957. The aridity factor in the ecology of locust and grasshoppers of the old world. In: Human and Animal Ecology, Arid Zone Res., VIII. Paris, UNESCO.
Valentine J. W., 1968. Climatic regulation of species diversification and extinction, Bull. Geol. Soc. Am., 79, 273—276.
Valerio C. E., 1975. A unique case of mutualism, Am. Nat., **109**, 235—238.
Valiela I., 1971. Food specificity and community succession: Preliminary ornithological evidence for a general framework, Gen. Syst., **16**, 77—84.
Vallentyne J. R., 1960. Geochemistry of the biosphere. In: McGraw-Hill Encyclopedia of Science and Technology, Vol. 2, New York, McGraw-Hill, pp. 239—245.
Vallentyne J. R., 1962. Solubility and the decomposition of organic matter in nature, Arch. Hydrobiol., **58**, 423—434.
Van den Bosch R., 1971. Biological control of insects, Ann. Rev. Ecol. Syst., **2**, 45—66.

Vandermeer J. H., 1981. Elementary Mathematical Ecology, New York, Wiley-Interscience.
Van Doblen W. H., Lowe-McConnell R. H. (eds.), 1975. Unifying Concepts in Ecology, Report of First International Congress of Ecology, The Hague, W. Junk B. V. Publishers.
Van Dyne G. M. (ed.), 1969. The Ecosystem Concept in Natural Resource Management, New York, Academic Press, 383 pp.
Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell J. R., Cushing C. E., 1980. The river continuum concept. Can. J. Fish. Aquat. Sci., **37**, 130—137.
Van Valen L., 1965. Morphological variation and width of ecological niche, Am. Nat., **99**, 377—390.
Van Voris P., O'Neill R. V., Emanuel W. R., Shugart H. H., 1980. Functional complexity and ecosystem stability, Ecology, **61**, 1352—1360.
Varley G. C., 1947. The natural control of population balance in the knapweed gall-fly (*Urophora jaceana*), J. Anim. Ecol., **16**, 139—187.
Varley G. C., 1949. Population changes in German forest pests, J. Anim. Ecol., **18**, 117—122.
Varley G. C., 1970. The concept of energy flow applied to a woodland community. In: Quality and Quantity of Food, Symp. Brit. Ecol. Soc. Oxford, Blackwell, pp. 389—405.
Varley G. C., Edwards R. I., 1957. The bearing of parasite behaviour on the dynamics of insect host and parasite populations, J. Anim. Ecol., **26**, 471—477.
Verhulst P. F., 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement, Corresp. Math. Phys., **10**, 113—121.
Vernadsky V. I., 1945. The biosphere and the noosphere, Am. Sci., **33**, 1—12.
Vernberg F. J., 1978. Multiple-factor and synergistic stresses in aquatic systems. In: Energy and Environmental Stress in Aquatic Systems, T. H. Thorp and J. W. Gibbons, eds. U. S. Dept. of Energy, Symp. No. 48, Springfield, Va., Technical Info, Center, pp. 726—747.
Vernberg F. J., Vernberg W. B., 1970. The Animal and the Environment, New York, Holt, Rinehart and Winston, 416 pp.
Vernberg W. B., De Coursey P. J., Hara J. O., 1974. Multiple environment factor effects on physiology and behavior of the fiddler crab, *Uca pugi-*

lator. In: Pollution and Physiology of Marine Organisms, New York, Academic Press, pp. 381—425.

Verner T., 1977. On the adaptive significance of territoriality, Am. Nat., 111, 769—775.

Viskery P. J., 1972. Grazing and net primary production of a temperate grassland, J. Appl. Ecol., 9, 307—314.

Vida G., 1978. Genetic diversity and environmental future, Environ Cons., 5, 127—132.

Viosca P., Jr., 1936. Statistics on the productivity of inland waters, the master key to better fish culture, Trans. Am. Fish. Soc., 65, 350—358.

Vitousek P. M., Reiners W. A., 1975. Ecosystem succession and nutrient retention: A hypothesis, BioScience, 25, 376—381.

Vogl R. J., 1980. The ecological factors that produce perturbation dependent ecosystems. In: The Recovery Process in Damaged Ecosystems, J. Cairns, Jr., ed. Ann Arbor, Mich., Ann Arbor Science, pp. 63—69.

Vogt W., 1948. Road to Survival, New York, Sloane.

Volterra V., 1926. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. In: Animal Ecology, R. N. Chapman, ed. New York, McGraw-Hill, pp. 409—448.

Volterra V., 1928. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together, J. Cons. Inst. Explor. Mer., 3, 3—51.

Wager J. A., 1970. Growth versus the quality of life, Science, 168, 1170—1184.

Wagner F. H., 1969. Ecosystem concepts in fish and game management. In: The Ecosystem Concept in Natural Resource Management, G. M. Van Dyne, ed. New York, Academic Press, pp. 259—307.

Waksman S. A., 1952. Soil Microbiology, New York, John Wiley and Sons.

Walker J. C. G., 1977. Evolution of the Ahmosphere, London, Collier and MacMillan, 318 pp.

Wallace B., Srb A. M., 1961. Adaptation, Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, 113 pp.

Waloff Z., 1966. The upsurges and recessions of the desert locust; an historical survey, Antilocust Mem. No. 8, London, 111 pp.

Wangersky P. J., Cunningham W. J., 1956. On time lags in equations of growth, Proc. Nat. Acad. Sci. (Wash.), 42, 699—702.

Ward B., 1966. Spaceship Earth, New York, Columbia University Press.

Ward B., 1976. The Home of Man, New York, W. W. Norton.

Warrington R., 1851. Notice of observation on the adjustment between animal and vegetable kingdoms, Quart. J. Chem. Soc. London, 3, 5254.

Warrington R., 1857. On the aquarium, Notices Proc. Royal Inst., 2, 403—408.

Watson V., Loucks O. L., 1979. An analysis of turnover times in a lake ecosystem and some implications for system properties. In: Theoretical Systems Ecology: Advances and Case Studies, E. Halfon, ed. New York, Academic Press, pp. 355—383.

Watt A. S., 1947. Pattern and process in the plant community, J. Ecol., 35, 1—22.

Watt K. E. F., 1963. How closely does the model mimic reality?, Can. Entomol. Mem., 31, 109—111.

Watt K. E. F., 1963a. Dynamic programming, "look ahead programming," and the strategy of insect pest control, Can. Entomol., 95, 525—536.

Watt K. E. F., 1966. Systems Analysis in Ecology, New York, Academic Press, 276 pp.

Watt K. E. F., 1968. Ecology and Resource Management: A Quantitative Approach, New York, McGraw-Hill, 450 pp.

Watt K. E. F., Molloy L. F., Varshney C. K., Weeks D., Wirosardjono S., 1977. The Unsteady State: Environmental Problems, Growth, and Culture, Honolulu, East-West Center, The University Press of Hawaii, 287 pp.

Weaver J. E., Clements F. E., 1929. Plant Ecology (2nd ed., 1938), New York, McGraw-Hill.
Webster J. R., Patten B. C., 1979. Effect of watershed perturbation on stream potassium and calcium dynamics, Ecol. Monogr., 49, 51—72.
Weinberg A. M., Hammond R. P., 1970. Limits to the use of energy, Am. Sci., 58, 412—418.
Weisz P. B., Marshall J. F., 1979. High-grade fuels from biomass farming: Potentials and constraints, Science, 206, 24—29.
Welch H., 1967. Energy flow through the major macroscopic components of an aquatic ecosystem, Ph. D. Dissertation, University of Georgia, Athens.
Welch H., 1968. Relationships between assimilation efficiencies and growth efficiencies for aquatic consumers, Ecology, 49, 755—759.
Wellington W. G., 1957. Individual differences as a factor in population dynamics: The development of a problem, Can. J. Zool., 35, 293—323.
Wellington W. G., 1960. Qualitative changes in natural populations during changes in abundance, Can. J. Zool., 38, 289—314.
Wells B. W., 1928. Plant communities of the coastal plain of North Carolina and their successional relations, Ecology, 9, 230—242.
Went F. W., 1957. The Experimental Control of Plant Growth, Waltham Mass., Chronica Botanica Co.
Went F. W., Stark N., 1968. Mycorrhiza, BioScience, **18**, 1035—1039.
Werner E. E., Hall D. J., 1974. Optimal foraging and size selection of prey by bluegill sunfish, Ecology, 55, 1042—1052.
Wesley J. P., 1974. Ecophysics: the Application of Physics to Ecology, Springfield, Ill., Charles C Thomas, 340 pp.
West D. C., Shugart H. H., Botkin D. (eds.), 1981. Forest Succession: Concepts and Applications, Ecol. Studies Vol. 41, New York, Springer-Verlag.
Westman W. E., 1975. Letter to editor, BioScience, 25, 770.
Westman W. E., 1977. How much are nature's services worth?, Science, **197**, 960—964.
Westman W. E., 1978. Measuring the inertia and resilience of ecosystems, BioScience, 28, 705—710.
White G. F., 1980. Environment. In: Science Centennial Issue, P. H. Abelson and R. Kulstad, eds. Science, **209**, 183—190.
White L., 1967. The historical roots of our ecological crisis, Science, **155**, 1203—1207.
White L., 1980. The ecology of our science, Science-80, **1**, 72—76.
Whitehead F. H., 1957. Productivity in alpine vegetation (abstract), J. Anim. Ecol., 26, 241.
Whittaker R. H., 1951. A criticism of the plant association and climatic climax concepts, Northwest Sci., 25, 17—31.
Whittaker R. H., 1954. Plant populations and the basis of plant indication. In: Angewandte Pflanzensoziologie, Veroffentlichungen des Karntner Landesinstituts fur angewandte Pflanzensoziologie in Klagenfurt, Festschrift Aichinger, Vol. 1.
Whittaker R. H., 1957. Recent evolution of ecological concepts in relation to eastern forests of North America, Am. J. Bot., 44, 197—206.
Whittaker R. H., 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California, Ecol. Monogr., 30, 279—338.
Whittaker R. H., 1965. Dominance and diversity in land plant communities, Science, **147**, 250—260.
Whittaker R. H., 1967. Gradient analysis of vegetation, Biol. Rev., 42, 207—264.
Whittaker R. H., 1969. New concepts of kingdoms of organisms, Science, **163**, 150—160.
Whittaker R. H., 1970. The biochemical ecology of higher plants. In: Chemical Ecology, E. Sondheimer and J. B. Simeone, eds. New York, Academic Press, pp. 43—70.

Whittaker R. H., 1972. Evolution and measurement of species diversity, Tarpon, **21**, 213—251.
Whittaker R. H., 1975. Communities and Ecosystems (2nd ed.), New York, Macmillan, 385 pp.
Whittaker R. H., Feeny P. P., 1971. Allelechemics; chemical interaction between species, Science, **171**, 757—770.
Whittaker R. H., Levin S. A., Root R. B., 1973. Niche, habitat and ecotope, Am. Nat., **107**, 321—338.
Whittaker R. H., Likens G. E. (eds.), 1973. The primary production of the biosphere, Human Ecol., **1**, 301—369.
Whittaker R. H., Woodwell G. M., 1969. Structure, production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York, J. Ecol., **57**, 155—174.
Whittaker R. H., Woodwell G. M., 1972. Evolution of natural communities. In: Ecosystem Structure and Function, J. A. Wiens, ed. Corvallis, Oregon State University Press, pp. 137—156.
Wiebes J. T., 1979. Coevolution of figs and their insect pollinators, Ann. Rev. Ecol. Syst., **10**, 1—12.
Wiegert R. G., 1965. Energy dynamics of the grasshopper populations in old-field and alfalfa field ecosystems, Oikos, **16**, 161—176.
Wiegert R. G., 1968. Thermodynamic considerations in animal nutrition, Am. Zool., **8**, 71—81.
Wiegert R. G., 1974. Competition: A theory based on realistic, general equations of population growth, Science, **185**, 539—542.
Wiegert R. G., 1975. Simulation models of ecosystems, Ann. Rev. Ecol. Syst., **6**, 311—338.
Wiegert R. G., Coleman D. C., Odum E. P., 1970. Energetics of the litter-soil subsystem. In: Methods of Study in Soil Ecology, Proc. Paris Symp. Int. Biol. Prog. Paris, UNESCO, pp. 93—98.
Wiegert R. G., Evans F. C., 1967. Investigations of secondary productivity in grasslands. In: Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems, K. Petrusewicz, ed. Vol. II, Warsaw, Polish Acad. Sci., pp. 499—518.
Wiegert R. G., Odum E. P., 1969. Radionuclide tracer measurement of food web diversity in nature. In: Proceedings of 2nd National Symposium on Radioecology, D. J. Nelson and Evans F. C., eds. Springfield, Va., Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Info., pp. 709—710.
Wiegert R. G., Odum E. P., Schnell J. H., 1967. Forb-anthropod food chains in a one-year experimental field, Ecology, **48**, 75—83.
Wiegert R. G., Owen D. F., 1971. Trophic structure, available resources and population density in terrestrial vs. aquatic ecosystems, J. Theoret. Biol., **30**, 69—81.
Wiener N., 1948. Cybernetics (2nd ed., 1961) Cambridge, Mass., MIT Press.
Viens J. A., 1976. Population responses to patchy environments, Ann. Rev. Ecol. Syst., **7**, 81—120.
Wiens J. A., 1977. On competition and variable environments, Am. Sci., **65**, 590—591.
Wilbur H. M., Tinkle D. W., Collins J. P., 1974. Environmental and resource availability in life history evolution, Am. Nat., **108**, 805—817.
Wilde S. A., 1968. Mycorrhizae and tree nutrition, BioScience, **18**, 482—484.
Wilhm J. L., 1967. Comparison of some diversity indices applied to populations of benthic macroinvertebrates in a stream receiving organic wastes, J. Water Poll. Control Fed., **39**, 1673—1683.
Wilhm J. L., Dorris T. C., 1968. Biological parameters for water quality criteria, BioScience, **18**, 477—481.
Williams C. B., 1964. Patterns in the Balance of Nature; and Related Problems in Quantitative Ecology, New York, Academic Press, 324 pp.
Williams C. M., 1967. Third-generation pesticides, Sci. Am., **217**(1), 13—17.
Williams G. C., 1966. Adaptation and Natural Selection, Princeton, N. J., Princeton University Press.

Wilson C. L., 1979. Nuclear energy: What went wrong?, Bull. Atomic Sci., 35(6), 13—17.
Wilson D. S., 1975. Evolution on the level of communities, Science, **192**, 1358—1360.
Wilson D. S., 1977. Structured denes and the evolution of group-advantageous traits, Am. Nat., **111**, 157—185.
Wilson D. S., 1980. The Natural Selection of Populations and Communities, Menlo Park, Calif., and Reading, Mass., Benjamin/Cummings.
Wilson E. O., 1965. Chemical communications in the social insects, Science, 149, 1064—1071.
Wilson E. O., 1969. The species equilibrium. In: Diversity and Stability in Ecological Systems, G. M. Woodwell and H. H. Smith, eds. Brookhaven Symposia in Biology, No. 22, Upton, N. Y., Brookhaven National Laboratory, pp. 38—47.
Wilson E. O., 1973. Group selection and its significance for ecology, BioScience, **23**, 631—638.
Wilson E. O., 1975. Sociobiology: The New Synthesis. Cambridge, Mass., The Belknap Press of Harvard University Press. (Abridged edition, 1980).
Wilson E. O., Bossert W. H., 1971. A Primer of Population Biology, Stamford, Conn., Sinauer Associates.
Wilson E. O., Willis E. O., 1975. Applied biogeography. In: Ecology and Evolution of Communities M. L. Cody and J. M. Diamond, eds., Cambridge, Mass., Harvard University Press, pp. 522—534.
Wilson J. T. (ed.), 1972. Continents Adrift. Readings from Scientific American, San Francisco, W. H. Freeman.
Winogradsky S., 1949. Microbiologie du Sol: Problemes et Methodes, Paris, Masson et Cie., 861 pp.
Witherspoon J. P., 1965. Radiation damage to forest surrounding an unshielded fast reactor, Health Physics, **11**, 1637—1642.
Witherspoon J. P., 1969. Radiosensitivity of forest tree species to acute fast neutron radiation. In: Proceedings of 2nd National Symposium on Radioecology, D. J. Nelson and F. C. Evans, eds. Springfield, Va., Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Info, pp. 120—126.
Witkamp M., 1963. Microbial populations of leaf litter in relation to environmental conditions and decomposition, Ecology, **44**, 370—377.
Witkamp M., 1966. Decomposition of leaf litter in relation to environmental conditions, microflora and microbial respiration, Ecology, **47**, 194—201.
Witkamp M., 1971. Soils as components of ecosystems, Ann. Rev. Ecol. Syst., 2, 85—110.
Witkamp M., Olson J. S., 1963. Breakdown of confined and nonconfined oak litter, Oikos, **14**, 138—147.
Witt J. M., Gilett S. W. (eds.), 1978. Terrestrial Microcosms and Environmental Chemistry, Corvallis, Oregon State University Press.
Wohlschlag D. E., 1960. Metabolism of an antarctic fish and the phenomenon of cold adaptation, Ecology, **41**, 287—292.
Wolcott G. N., 1937. An animal census of two pastures and a meadow in northern New York, Ecol. Monogr., **7**, 1—90.
Wolfanger L. A., 1930. The Major Soil Divisions of the United States, New York, John Wiley and Sons.
Wolfenbarger D. O., 1946. Dispersion of small organisms, Am. Midl. Nat., **35**, 1—152.
Wollast R., Billen G., Mackenzie F. T., 1975. Behavior of mercury in natural systems and its global cycle. In: Ecological Toxicity Research, A. D. McIntyre and C. F. Mills, eds. New York, Plenum Press.
Wolman A., 1965. The metabolism of cities, Sci. Am., **213**, 179—190.
Wood E. J. F. Microbiology of Oceans and Estuaries, Amsterdam, Elsevier, 319 pp.

Wood J. M., 1974. Biological cycles for toxic elements in the environment, Science, 183, 1049—1058.

Woodmansee R. G., 1978. Additions and losses of nitrogen in grassland ecosystems, BioScience, 28, 448—453.

Woodruff L. L., 1912. Observations on the origin and sequence of the protozoan fauna of hay infusions, J. Exp. Zool., 12, 205—264.

Woodwell G. M., 1962. Effects of ionizing radiation on terrestrial ecosystems, Science, 138, 572—577.

Woodwell G. M., 1963. The ecological effects of radiation, Sci. Am., 208(6), 1—11.

Woodwell G. M., (ed.), 1965. Ecological Effects of Nuclear War, Upton, N. Y., Brookhaven National Laboratory Publ. No. 917, 72 pp.

Woodwell G. M., 1967. Toxic substances and ecological cycles, Sci. Am., 216(3), 24—31.

Woodwell G. M., 1977. Recycling sewage through plant communities, Am. Sci., 65, 556—562.

Woodwell G. M., Dykeman W. D., 1966. Respiration of a forest measured by CO_2 accumulation during temperature inversions, Science, 154, 1031—1034.

Woodwell G. M., Pecan E. V. (eds.), 1973. Carbon and the Biosphere, U. S. Atomic Energy Commission, Springfield, Va., National Technical Info. Center.

Woodwell G. M., Smith H. H. (eds.), 1969. Diversity and Stability in Ecological Systems, Upton, N. Y., Brookhaven National Laboratory Publ. No. 22, 264 pp.

Woodwell G. M., Whittaker R. H., 1968. Primary production in terrestrial communities, Am. Zool., 8, 19—30.

Woodwell G. M., Whittaker R. H., Reiners W. A., Likens G. E., Delwiche C. C., Botkin D. B., 1978. The biota and the world carbon budget, Science, 199, 141—146.

Woodwell G. M., Wurster C. F., Isaacson P. A., 1965. DDT residues in an east coast estuary: A case of biological concentration of a persistent insecticide, Science, 156, 821—824.

Wright S., 1945. Tempo and mode in evolution; a critical review, Ecology, 26, 415—419.

Wurster Ch. F., 1969. Chlorinated hydrocarbon insecticides and the world ecosystem, Biol. Cons., 1, 123—129.

Wynne-Edwards V. C., 1959. The control of population through social behavior: A hypothesis, Ibis, 101, 436—441.

Wynne-Edwards V. C., 1962. Animal Dispersion in Relation to Social Behavior, New York, Hafner.

Wynne-Edwards V. C., 1964. Population control in animals, Sci. Am., 211(2), 68—72.

Wynne-Edwards V. C., 1965. Self-regulating systems in populations of animals, Science, 147, 1543—1548.

Wynne-Edwards V. C., 1965a. Social organization as a population regulator, Symp. Zool. Soc. London, 14, 173—178.

Zelitch I., 1975. Improving the efficiency of photosynthesis, Science, 188, 626—633.

Zeuthen E., 1953. Oxygen uptake and body size in organisms, Quart. Rev. Biol., 28, 1—12.

Zippin C., 1958. The removal method of population estimation, J. Wildl. Mgmt., 22, 82—90.

Zunuska J. A., 1971. Cooperation or chaos: The challenge to natural resource biologists, BioScience, 21, 726—728.

Предметный указатель

Термины, помещенные на страницах, выделенных курсивом, относятся к рисункам. Римскими цифрами обозначены тома.

Оглавление

Юджин П. Одум

ЭКОЛОГИЯ

Научный редактор М. Б. Николаева. Мл. научн. редактор О. В. Шагинян. Художник В. С. Стуликов. Художественный редактор Л. М. Кузнецова. Технический редактор А. Л. Гулина. Корректор В. И. Киселева.

ИБ № 5491

Сдано в набор 26.11.85. Подписано к печати 8.04.86. Формат 60×90$^{1}/_{16}$. Бумага типографская № 1. Печать высокая. Гарнитура обыкновенная. Объем 11,75 бум. л. Усл. печ. л. 23,50. Усл. кр.-отт. 23,50. Уч.-изд. л. 26,80. Изд. № 4/4136. Тираж 13 500 экз. Зак. 1483. Цена 2 р. 30 к.

Издательство «МИР». 129820, ГСП, Москва, И-110, 1-й Рижский пер., 2.

Московская типография № 11 Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, 113105, Нагатинская, 1.